LICHT- UND ELEKTRONENMIKROSKOPISCHE UNTERSUCHUNGEN ÜBER DIE KERNVERMEHRUNG IN DEN FRUCHTKÖRPERSTIELZELLEN VON COPRINUS RADIATUS

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

vorgelegt dem

Fachbereich Biologie

der

Freien Universität Berlin

von

Lutz Hafner

Berlin 41

1971

LICHT- UND ELEKTRONENMIKROSKOPISCHE UNTERSUCHUNGEN ÜBER DIE KERNVERMEHRUNG IN DEN FRUCHTKÖRPERSTIELZELLEN VON COPRINUS RADIATUS

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

vorgelegt dem

Fachbereich Biologie

der

Freien Universität Berlin

von

Lutz Hafner

Berlin 41

Erster Gutachter: Frau Prof. Dr. Ch. THIELKE

Zweiter Gutachter: Herr Prof. Dr. J. POELT

Tag der Promotion: 15. Febr. 1971

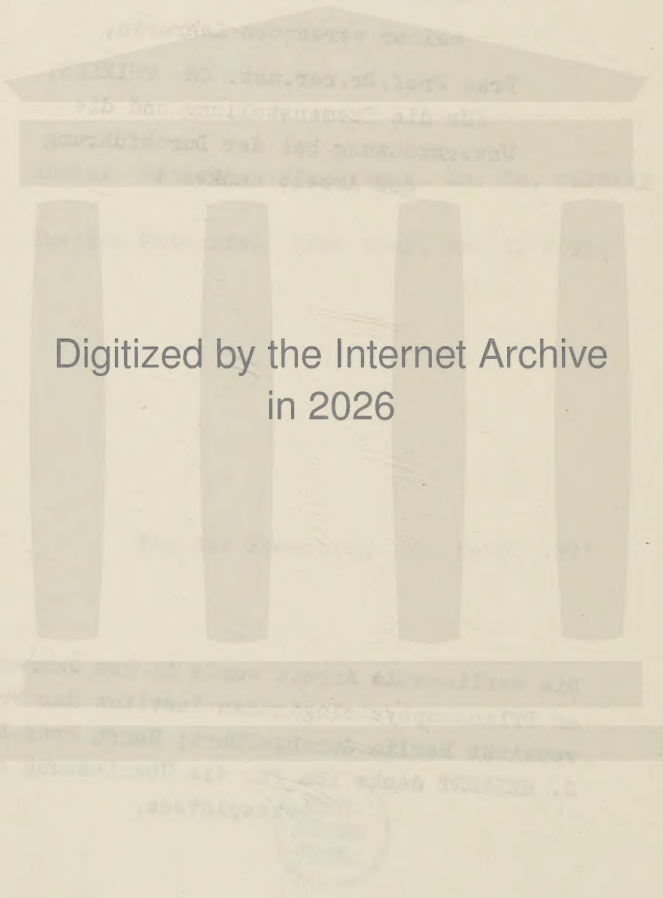
UNIV. LEIDEN BIBL.

An dieser Stelle möchte ich

meiner verehrten Lehrerin,

Frau Prof.Dr.rer.nat. CH. THIELKE,
für die Themenstellung und die
Unterstützung bei der Durchführung
der Arbeit danken !

Die vorliegende Arbeit wurde in den Jahren 1968-70 am Pflanzenphysiologischen Institut der Freien Universität Berlin durchgeführt; Herrn Prof.Dr.rer.nat. J. REINERT danke ich für die Überlassung eines Arbeitsplatzes.



Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41547205_0058

Inhaltsverzeichnis

	Seite
1. DIE FRAGESTELLUNG	1
1.1. Die Kernzahl in den Fruchtkörperstielzellen	1
1.2. Das Problem der Kernteilung bei Pilzen	2
2. MATERIAL UND METHODE	4
2.1. Das Objekt	4
2.2. Die lichtoptische Kernzählung	4
2.3. Die elektronenmikroskopische Untersuchungsmethode	5
2.3.1. Der Zeitpunkt der Fixierung	5
2.3.2. Die Fixierung	6
2.3.3. Das Entwässern	7
2.3.4. Die Einbettung	7
2.3.5. Die Schnitte	8
3. DIE ERGEBNISSE	9
3.1. Die Fruchtkörperentwicklung	9
3.2. Der Aufbau des Fruchtkörpers	9
3.3. Die Änderung der Zellgröße	11
3.4. Die Vakuolen	12
3.5. Die Kernzahl	13
3.6. Die Kernteilung	14
3.6.1. Der Interphasekern	14
3.6.2. Das Centriol	14
3.6.3. Der Spindelapparat	16
3.6.4. Vesikelfeld und Polysomen	17
3.6.5. Die DNS-Verteilung	17
3.6.6. Das Modell der Kernteilung	19
3.6.7. Der zeitliche Verlauf	21
3.7. Allgemeine Substruktur der Fruchtkörperstielzelle	23
3.7.1. Die Zellwand	23
3.7.2. Das Plasmalemma	24
3.7.3. Die Dolipore	25
3.7.4. Das Endoplasmatische Retikulum	26
3.7.5. Die Mitochondrien	27
3.7.6. Glykogen und Cytosomen	28
3.7.7. Hyphen-ähnliche Zellen	29

Seite

4. DISKUSSION 31

4.1. Deutungsversuche der Kernvermehrung 31

4.2. Vergleichende Betrachtung der Kernteilungsmechanismen bei den Pilzen 33

4.2.1. Auswertung lichtoptischer Ergebnisse 33

4.2.2. Die Ergebnisse elektronenoptischer Untersuchungen 38

4.2.3. Vergleich der Mitose in den Fruchtkörperstielzellen von C. radiatus mit anderen Kernteilungen in Basidiomyceten 42

4.2.4. Die Mitose bei Pilzen und die klassische Mitose bei höheren Pflanzen 44

4.3. Kernteilung und systematische Stellung der Pilze 46

5. ZUSAMMENFASSUNG 49

6. LITERATURVERZEICHNIS 50

1. DIE FRAGESTELLUNG

1.1. Die Kernzahl in den Fruchtkörperstielzellen

Schon 1872 beschrieb BREFELD in seinem Werk über die Schimmelpilze ausführlich die Fruchtkörperentwicklung von C o p r i n u s l a g o p u s . (Die in der Literatur erwähnte Species C. l a g o p u s sine auct. ist offenbar mit der Art C. r a d i a t u s (BOLT ex Fr.) identisch (vergl. LERBS 1970, KREISEL 1969).) BREFELD machte dabei auf die enorme Stielverlängerung bei den Coprinus-Arten aufmerksam. BORRISS (1934a,b) stellte dann fest, daß das Wachstum des Pilzstieles von C. l a g o p u s auf die Streckung der Fruchtkörperstielzellen zurückzuführen ist. Er beobachtete dabei eine Längenzunahme von einzelnen Zellen um das 20-fache. Auch für A g a r i c u s c a m p e s t r i s wurde von BONNER u.a. (1956) berichtet, daß das Stiellängenwachstum durch sich streckende Zellen hervorgerufen wird.

GEITLER (1965) vertritt nun die Ansicht, daß in sich vergrößernden Zellen der Fruchtkörper von höheren Basidiomyceten offenbar ganz allgemein eine Kernvermehrung auftritt. Vergleicht man in flüchtigen Untersuchungen die Kernzahlen in jungen mit denen in alten Stielzellen von C. r a d i a t u s , so ist tatsächlich auch für dieses Objekt die Beobachtung einer Kernvermehrung zu bestätigen. Mit dieser Feststellung verknüpft sich die Frage, inwieweit Kernzahl, Zellgröße und Fruchtkörperentwicklung voneinander abhängen?

1.2. Das Problem der Kernteilung bei Pilzen

Mit der Tatsache einer Kernzahlzunahme in den Stielzellen während der Fruchtkörperentwicklung von C. r a d i a t u s verbindet sich die Frage nach dem Kernteilungsmechanismus! Um 1900 wurden die ersten lichtoptischen Untersuchungsergebnisse über Kernteilungsvorgänge bei Pilzen bekannt; für C. r a d i a t u s beschreibt MAIRE

(1902) eine somatische Metaphasespindel, während OLIVE (1906) bei dem Ascomyceten E m p u s a eine mit den Vorgängen bei Protozoen vergleichbare spindellose, intranukleäre Kernteilung findet.

Seitdem sind zahlreiche Ergebnisse lichtoptischer Untersuchungen veröffentlicht worden (vergl. OLIVE 1953, MOORE 1965, BURNETT 1968, FINLEY 1970), die die Streitfrage zu klären suchten, inwieweit der Kernteilungsmechanismus bei Pilzen mit der Mitose der höheren Pflanzen zu parallelisieren ist. Jedoch hat sich in letzter Zeit die Auffassung durchgesetzt, daß eine Lösung dieses Problems nur durch elektronenmikroskopische Untersuchungsmethoden zu erreichen ist (GIRBARDT 1962, FINLEY 1970). Es sei z.B. nur erwähnt, daß die vegetative Kernteilung in N e u r o s p o r a g r a s s a in lichtoptischen Untersuchungen einmal als mitotisch (SOMERS u.a. 1960, WARD & CIURYSEK 1962) und einmal als amitotisch beschrieben wird (BAKERSPIGEL 1959a, NAMBOODORY & LOWRY 1967).

In Hinblick auf die bis jetzt vorliegenden elektronenoptischen Ergebnisse über die Kernteilungen bei Pilzen und Myxomyceten (vergl. ALDRICH 1969) soll hier insbesondere eine Beantwortung folgender Fragen versucht werden:

a Bleibt die Kernmembran während des gesamten Teilungsvorganges in den Fruchtkörperstielzellen von C o p r i n u s r a d i a t u s bestehen, und kommt es dabei zur Ausbildung eines intranukleären Spindelapparates, wie es z.B. elektronenoptisch für den Phycomyceten C a t e n a r i a a n g u i l l u l a e eindrucksvoll gezeigt wurde (ICHIDA & FULLER 1968)?

b Tritt auch bei der vegetativen Kernteilung im Fruchtkörper von C. r a d i a t u s ein im Zusammenhang mit der Spindelausbildung stehendes Centriol auf, wie es z.B. kürzlich für das gleiche Objekt bei der Meiose beschrieben wurde (LERBS & THIELKE 1969) ?

c Kann hier ebenfalls im Zusammenhang mit der Kernteilung die Ausbildung eines temporären Membransystems beobachtet werden, wie es bei *Coprinus radiatus* (LERBS 1970) und *Psalliota bispora* (THIELKE 1968) in meiotischen Basidien beschrieben wird?

2. MATERIAL UND METHODE

2.1. Das Objekt

Der Basidiomycet C o p r i n u s r a d i a t u s (BOLT)Fr. - bestimmt nach MOSER (1967) - wurde im Pflanzenphysiologischen Institut der Freien Universität Berlin vor einigen Jahren aus Pferdemist isoliert. Zur Kultivierung wurde dikaryotisches Mycel auf sterilen Pferdemist geimpft; in den verwendeten Glasdosen bildeten sich nach 9-12 Tagen in der 1.Generation meist 3-5 Fruchtkörper. Die Kultur wurde im zwölfstündigen Licht-Dunkelwechsel bei ca. 1500 - 2000 Lux und 20°C gehalten.

2.2. Die lichtoptische Kernzählung

Zur Bestimmung der Kernzahl wurden in 8-16 µ dicken Paraffinschnitten günstig angeschnittene Zellen ausgewählt. Dabei sollten die Zellen gut erhaltene Vakuolen und eine gleichmäßige Verteilung der Kerne zeigen. Die Zählung der Kerne erfolgte immer im Bereich der 10. Zelle unterhalb der Stielspitze. Da die verwendeten Schnitte meist dünner als die Durchmesser der Zellen waren, wurde für jede Zelle die ermittelte Kernzahl mit dem Quotienten aus Zellbreite und Schnittdicke multipliziert. Der so errechnete Wert wurde als Gesamtkernzahl für die betreffende Zelle angegeben.

Beispiel (aus HAFNER & THIELKE 1970)

Alter des Pilzes	Zeitp. der Fixier.	Kernzahl/ Zelle im Schnitt	Zell- breite in µ	Schnitt- dicke in µ	errech- nete Kernzahl	ange- nomm. Kernzahl
2.Tag	4 h	19	13	8	30,9	32
2.Tag	20 h	196	22	16	269,5	256

Als günstigstes Fixierungsmittel erwies sich das Gemisch nach ORTH (ROMEIS 1948, GIRBARDT 1962). Die Kerne waren dann deutlich nach Giemsa- (ROBINOW 1949) oder Eisenhämatoxylin-Färbung (nach HEIDENHAIN, s. ROMEIS 1948)

zu erkennen (Abb. 1-4). Bei der Giemsa-Färbung wird nicht nur der Nukleolus (vergl. HRUSHOVETZ 1956) sondern der gesamte Kern angefärbt (Abb.4). Vermutlich verursacht die Hydrolyse bei ORTH-fixierten Kernen eine Verteilung des Nukleolar-Materials auf den ganzen von den Kernmembranen begrenzten Raum.

Arbeitsgang:

36 h in ORTH

12 h in fließendem Leitungswasser

HÄMATOXYLIN	GIEMSA
24 h in 3% Eisenalaun	10 min Hydrolyse mit 5 n HCl bei Zimmertemperatur
gute Wäsche (A. dest.)	Wäsche in Phosphatpuffer pH 6,9 nach SÖRENSEN
72 h in Hämatoxylinlsg. nach HEIDENHAIN	3 min in konz. Giemsa (MERCK)
Differenzierung mit Eisenalaunlösung	Wäsche mit Phosphatpuffer pH 6,9

Entwässerung: Alkohol/Xylol

Einschluß in Eukitt

Weitere Beobachtungen wurden an Jod-fixierten Handschnitten gemacht. Vitaluntersuchungen erfolgten im Phasenkontrast und an Coriphosphin-gefärbten Schnitten im UV-Licht (nach KEEBLE & JAY 1962).

2.3. Die elektronenmikroskopische Untersuchungsmethode

2.3.1. Der Zeitpunkt der Fixierung

Die Fixierung der Fruchtkörperstielabschnitte wurde im lichtoptisch bestimmten Zeitraum der letzten feststellbaren Kernteilung vorgenommen. Da der Zeitpunkt x dieser letzten Kernvermehrung auch unter konstanten Bedingungen maximal um $\pm$ 1,5 h schwankte, wurde von -1,5h x bis zu +1,5h x etwa alle 5-10 min ein Fruchtkörper fixiert, um so den Moment der Kernteilung mit größerer Wahrscheinlichkeit erfassen zu können.

2.3.2. Die Fixierung

Zur Fixierung der Fruchtkörperabschnitte wurden folgende Lösungsgemische verwendet:

a 2% $KMnO_4$ in Veronalacetatpuffer pH 7,1 /4°C = 3 min
mehrmalige kurze Wäsche mit VA 7,1 = 1 min
(vergl. LUFT 1956)
Nachfixierung in 1% OsO_4 in VA 7,1 /4°C = 12 h
(nach PALADE 1952)
Abk. = $KMnO_4$

b 6% Glutaraldehyd in VA 7,1 /4°C = 60 min
mehrmalige kurze Wäsche mit VA 7,1 = 10 min
Nachfixierung mit 2% $KMnO_4$ in VA 7,1 = 10 min
Nachfixierung mit 1% OsO_4 (PALADE) 4°C = 2 h
(vergl. WANKA 1968) Abk. = $GA/KMnO_4$

c 6% Glutaraldehyd in Phosphatpuffer pH 7,2/4°C = 60 min
Wäsche mit 0,2m Rohrzucker in Phosphatp. 7,2 = 30 min
Nachfixierung mit 1% OsO_4 (PALADE) 4°C = 12 h
Abk. = GA

d Gemisch aus 1ml 1% OsO_4(PALADE) / 1ml 6% Glutaraldehyd in VA 7,1 4°C = 60 min
Kurze Wäsche mit VA 7,1 = 1 min
Nachfixierung mit 1% OsO_4 (PALADE) = 2 h
Abk. = $GA-OsO_4$

e Gemisch aus 1 Teil 5% $K_2Cr_2O_7$ in VA 7,1 / 1 Teil 3,5% NaCl / 1 Teil 2% OsO_4 4°C = 12 h
(WOHLFARTH-BOTTERMANN 1957) Abk. = $K_2Cr_2O_7$

Gelegentlich wurde nach der Fixierung eine zusätzliche Stückkontrastierung mit 0,5 % wässriger Uranylacetat-Lösung für 2h durchgeführt (vergl. STRUGGER 1956), jedoch konnte kein Einfluß dieser Behandlung festgestellt werden.

Die gegenüber LUFT (1956) stark abgeänderte $KMnO_4$-Fixierung brachte in Bezug auf Gesamtübersichten von Fruchtkörperstielzellen die besten Ergebnisse, d.h., das elektronenmikroskopische Bild entsprach insbesondere in der Darstellung der Vakuolen dem lichtoptischen Vitalbild. Feinstrukturen dagegen, deren Auftreten bei der Kernteilung zu erwarten war, wurden am deutlichsten durch die GA-OsO_4-Fixierung erhalten. Neben diesen beiden hauptsächlich verwendeten Fixierungen wurden die anderen Gemische zum Vergleichen und Überprüfen von Ergebnissen herangezogen.

2.3.3. Das Entwässern

Die Entwässerung der fixierten Stückchen erfolgte über eine abgestufte Alkoholreihe:

Alkohol in %	10	30	50	70	96	99	Propylenoxid/ Alkohol 1:1
min	10	30	45	60	90	120	2 x 10 min

2.3.4. Die Einbettung

Als günstige Einbettungsmittel stellten sich Maraglas und ERL (beide von d.Fa. SERVA) heraus. Wesentliche Unterschiede in Schneidbarkeit und elektronenoptischer Qualität ergaben sich zwischen diesen beiden Mitteln nicht; jedoch war auf Grund der bedeutend geringeren Viskosität das Arbeiten mit ERL weniger aufwendig.

Folgende Mischungen wurden verwendet:

Maraglas (nach ERLANDSON 1964, verändert)

Maraglas 655	20,00 ml
DER 732 (Flexibilisator)	0,05 ml
Dibutylphthalat (Weichmacher)	0,20 ml
BDMA (Beschleuniger)	0,70 ml

ERL (nach SPURR 1969, verändert)

ERL - 4206	9,10 ml
DER 736 (Flexibilisator)	1,25 ml
NSA (Härter)	26,00 ml
DMAE (Beschleuniger)	0,45 ml

Die Einbettungsreihe wurde für beide Mischungen gleich angesetzt:

Propylenoxid(PO)	PO/Mischung 3:1	1:1	1:3	Mischung
min 2 x 10	40	60	90	120

Die Polymerisation war nach 24 h bei 60°C im Trockenschrank abgeschlossen.

2.3.5. Die Schnitte

Die mit dem LKB-Ultramikrotom hergestellten Schnitte wurden auf Formvar-befilmten Cu-Netzen mit Bleicitratlösung nach REYNOLDS (1963) oder nach VENABLE & COGGESHALL (1965) kontrastiert.

Die elektronenoptischen Untersuchungen wurden an zwei Siemens-Geräten des Typs I und II durchgeführt; folgende Primärvergrößerungen kamen in Frage:(X)
Elmi I ca. 1 000 x, 5 000 x, 10 000 x, 20 000 x
Elmi II ca. 1 300 x, 7 400 x, 15 000 x.

(X) Herrn Prof. Dr. E. Wiesenberger danke ich für die Einweisung in das Arbeiten mit den Siemens-Elektronenmikroskopen.

3. DIE ERGEBNISSE

3.1. Die Fruchtkörperentwicklung

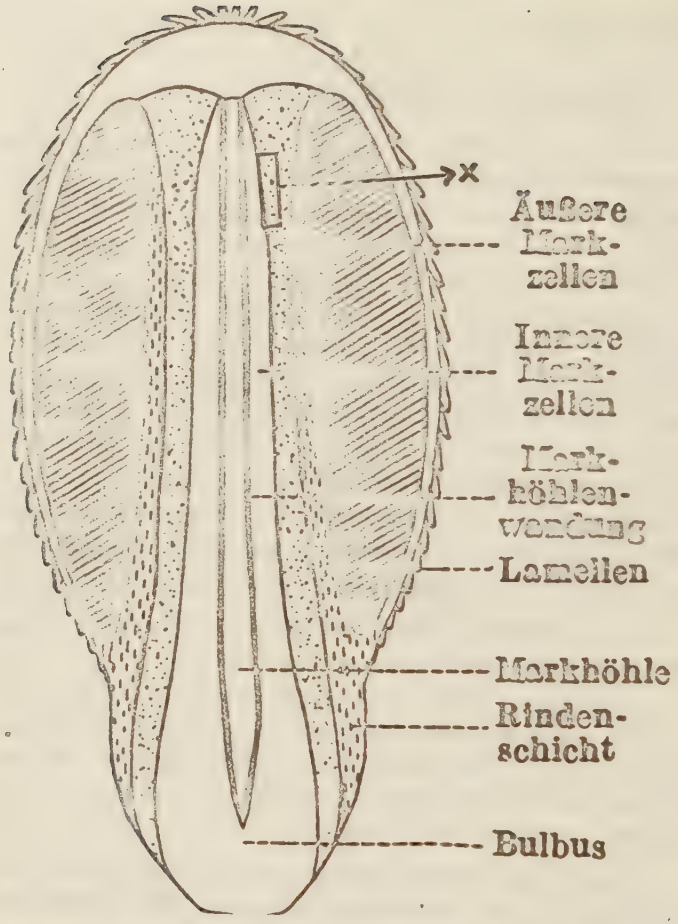
Impft man dikaryotisches Coprinus-Mycel auf sterilisierten Pferdemist, dann sind nach etwa 9 Tagen die ersten Fruchtkörperanlagen zu beobachten. Aus diesen undifferenzierten Knötchen entwickeln sich am 1.Tag etwa 1–2 mm große Pilze, die schon eine Gliederung in Hut und Stiel erkennen lassen. In der darauf folgenden Lichtperiode erreicht der "2.Tag-Pilz" eine Länge von 1–1,2 cm und streckt sich dann am 3.Tag auf eine Länge von etwa 2,5 cm. Das Dunkelwerden des Hutes zeigt an, daß dabei die Sporen reifen. Weiterhin löst sich in diesem Stadium der Fruchtkörperentwicklung der Hutrand vom Stiel. In den nächsten 24 Stunden erfolgt dann die starke Stielstreckung, und der "4.Tag-Pilz" entläßt schließlich unter Zerfließen von Hut und Stiel die Basidiosporen (vergl. ITEN 1970).

Auch BORRISS (1934a) unterscheidet mehrere Phasen der Fruchtkörperentwicklung bei C o p r i n u s l a g o p u s : Zunächst finden beim oben erwähnten Knötchenstadium in der apikalen Stielzone zahlreiche Zellteilungen statt. Nach Beendigung dieser Teilungen beginnt das zunächst langsame Stielstreckungswachstum, und die Differenzierung des Fruchtkörpers setzt ein.

Eine vergleichbare lichtabhängige Fruchtkörperdifferenzierung wird neuerdings von MANACHERE (1968,1970) für C o p r i n u s c o n g r e g a t u s beschrieben.

3.2. Der Aufbau des Fruchtkörpers

Die Anatomie des Coprinus-Fruchtkörpers ist ausführlich bei BORRISS (1934a) referiert und in der im Schema 1 wiedergegebenen Zeichnung zusammengefaßt. Es fällt eine Trennung des Fruchtkörperstielgewebes in zwei Schichten auf: Die äußere Rindenschicht zeigt kleinere Zellen und Luftgefüllte Interzellulare. Die Markschicht zeichnet sich



Schema1: Anatomischer Längsschnitt durch den Fruchtkörper von C. l a g o p u s . (aus BORRISS 1934a) x= Bereich der cytologischen Untersuchungen.

dagegen durch Flüssigkeits-erfüllte Interzellularräume aus; in der inneren Markschicht zeigen die Zellen ferner einen lockeren Verband.

Wenn möglich wurden in der vorliegenden Arbeit alle cytologischen Untersuchungen an Zellen der äußeren Markschicht vorgenommen. Es sei jedoch erwähnt, daß wäh-

rend der Fruchtkörperentwicklung der Übergang zwischen innerem und äußerem Markgewebe fließend wird. Es wurden daher dann Zellen aus dem mittleren Markschichtbereich herangezogen.

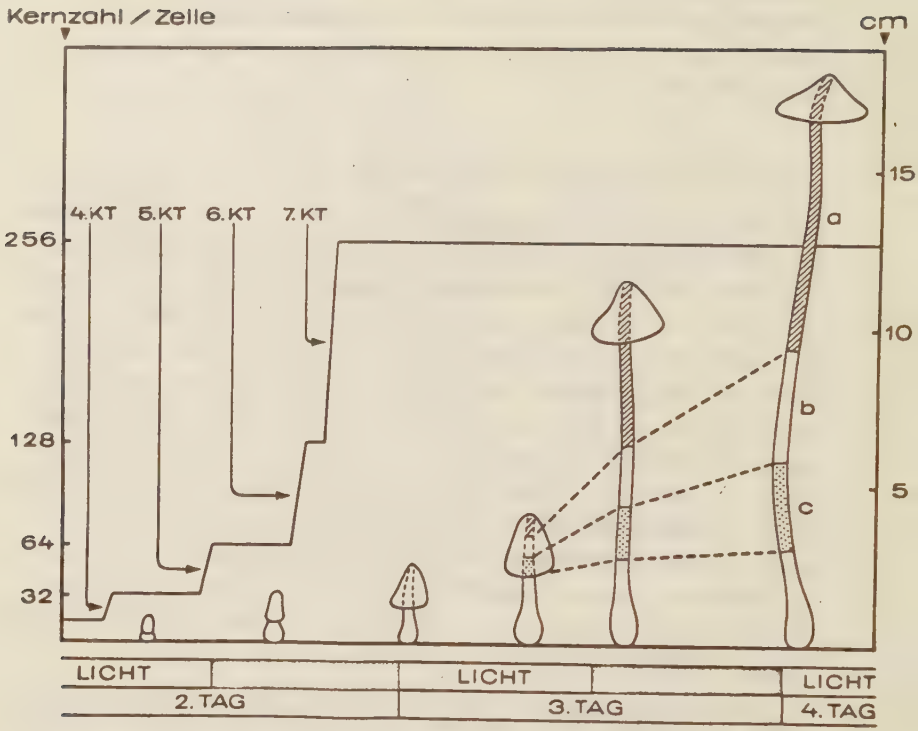
3.3. Die Änderung der Zellgröße

Die nach der Sporenreifung einsetzende rasche Verlängerung des Fruchtkörperstiels kommt ausschließlich durch Streckung der Stielzellen zustande. THIELKE (1965) weist darauf hin, daß die Fähigkeit der Zellstreckung bei höheren Pflanzen eine Eigenschaft junger Zellen ist, während sie in Pilzfruchtkörpern auf gealterte Zellen beschränkt ist. Einfache Markierungsversuche zeigen nun, daß die Verlängerung des Pilzstiels bei C. r a d i a t u s im wesentlichen auf eine Streckung der Zellen beruht, die beim "3.Tag-Pilz" vom Hut bedeckt werden. Drittelt man diese Hutzone bei einem 4 cm großen Fruchtkörper, dann verhalten sich die anfangs gleich langen Abschnitte a,b und c nach Abschluß der Streckung wie 9 : 4 : 3. (HAFNER & THIELKE 1970) (vergl. Schema 2)

Die Messung lebender Stielzellen aus dem Bereich der Hutzone zeigt folgende Ergebnisse:(aus HAFNER & THIELKE 1970)

Alter	Gesamtlänge des Fruchtkörpers in cm	Länge der Hutzone in cm	Länge der Zellen in der Hutzone in µ Mittelwert	Extremwerte	Zahl der gemessenen Zellen
2.Tag	1,0	0,7	82	(60,230)	123
3.Tag	2,5	1,5	207	(96,530)	144
4.Tag	17,5	16,0	2134	(790,2780)	107

Aus diesen Werten geht hervor, daß die Gesamtverlängerung des Fruchtkörpers vom dritten auf den vierten Tag auf die Streckung der Hutzone zurückzuführen ist: In diesem Zeitraum verlängern sich sowohl Stielabschnitt als auch die Stielzellen um das 10-fache.



Schema 2: Die Fruchtkörperentwicklung von C o p r i n u s r a d i a t u s . (aus HAFNER & THIELKE 1970) Streckungswachstum der oberen Stielabschnitte, Kernteilungsrhythmus in den Zellen des Stielabschnittes a. KT = Kernteilung

3.4. Die Vakuolen

Aus phasenoptischen Beobachtungen, die durch elektronenmikroskopische $KMnO_4$-Übersichtsbilder bestätigt werden (Abb. 5-8), ist zu erkennen, daß die Zellstreckung mit einer zunehmenden Vakuolisierung verbunden ist. Auffallend ist weiterhin, daß die Vakuolen in bereits gestreckten Zellen größer sind und meist einen Durchmesser aufweisen, der in etwa der Zellbreite entspricht (Abb. 8).

Es ist zu erwähnen, daß das elektronenoptische Vakuolenbild nach GA- und GA-OsO_4-Fixierung nicht dem Vi-

talbild entspricht: So weist es oft im Gegensatz zum $KMnO_4$-Bild eine stärkere Vakuolisierung auf. Weiterhin ist bei diesen Fixierungen eine Deformierung der Vakuolen zu beobachten.

3.5. Die Kernzahl

Die Zellen einer etwa 2 mm großen Fruchtkörperanlage (1.Tag-Pilz) besitzen meist acht Kerne. Es ist jedoch anzunehmen, wie KNIEP (1913) es für mehrere Coprinus-Arten diskutiert hat, daß die Zellen noch jüngerer Anlagen zweikernig sind. Während des Fruchtkörperwachstums tritt eine rasche Kernvermehrung ein, die zu sehr hohen Zahlen führt. Die Berechnungen nach der letzten Kernteilung ergeben Werte von etwa 230-280 Kernen pro Zelle. Da die Kernzahlen immer in der Nähe eines Wertes von 2^n liegen, kann daraus geschlossen werden, daß sich die Kernzahl im Laufe der Pilzentwicklung in den Zellen durch sieben synchrone Teilungen von 2 auf 256 erhöht hat. In dieser Berechnung sind jedoch die im Anfang der Fruchtkörperentwicklung stehenden Zellteilungen nicht berücksichtigt, so daß für den gesamten Prozeß der Pilzdifferenzierung mehr als sieben Kernteilungen angenommen werden müssen; diese führen aber nicht zu einer höheren Kernzahl als 2^7!

Der zeitliche Verlauf der Kernteilungen in Abhängigkeit von den durch das Licht induzierten Entwicklungsphasen ist dem Schema 2 zu entnehmen. Dabei tritt die zunehmende Verkürzung der Intervalle zwischen den einzelnen Teilungsschritten hervor. So beträgt die Zeitspanne zwischen den beiden letzten Kernteilungen nur etwa zwei Stunden, während für die übrigen Fälle längere Zeiträume angenommen werden müssen.

Das Auftreten einer Kernvermehrung in den reifenden Zellen ist sowohl licht- als auch elektronenoptisch in den Abb. 1-7 zu verfolgen. Die hohen Kernzahlen konnten weiterhin auch durch Vitalbeobachtungen im UV-Licht an Coriphosphin-gefärbten Handschnitten bestätigt werden.

3.6. Die Kernteilung

3.6.1. Der Interphasekern

Die Kerne der Stielzellen erscheinen im Vitalbild als runde Gebilde mit einem Durchmesser von 2-2,4 µ. Ihre Größe entspricht also der der haploiden Kerne in den Basidien (LERBS 1970). Sowohl im Phasenkontrast als auch bei Jod-Fixierung sind deutlich die stets peripher liegenden, ebenfalls rundlichen Nukleolen auszumachen; sie weisen einen Durchmesser von etwa 0,7 µ auf.

Im elektronenoptischen Bild dagegen erscheinen die Kerne insbesondere bei GA-, GA-OsO_4- und $K_2Cr_2O_7$-Fixierung ellipsoid und gegenüber der $KMnO_4$- und GA/$KMnO_4$-Fixierung etwas vergrößert. Die stärksten Deformationen der Kernmembran treten bei der $K_2Cr_2O_7$-Fixierung auf (Abb. 31). Nur bei den $KMnO_4$-haltigen Fixierungen erscheint die Kernhülle als gleichmäßig parallel laufende Doppelmembran. Die anderen Fixierungsgemische rufen dagegen mehr oder weniger starke Unregelmäßigkeiten in den Abständen zwischen den beiden Membranen der Kernhülle hervor (vergl. Abb. 13,25, 30,31,35).

In allen Kernphasen und bei sämtlichen verwendeten Fixierungsmedien werden Kernporen beobachtet; sie werden allgemein als Orte des Stoffaustausches zwischen Karyo- und Cytoplasma angesprochen (SITTE 1965). Gelegentlich waren die Poren durch offenbar ribosomales Material verschlossen (Abb. 10,14). Jedoch konnte nicht geklärt werden, ob diese Porenverschlüsse an bestimmte Kernphasen gebunden sind. Auch wurde kein Hinweis dafür gefunden, daß derartige Kernporen die Syntheseorte für Polysomen sind, wie es von MEPHAM & LANE (1969) für T r a d e s c a n t i a berichtet wurde.

3.6.2 Das Centriol

Lage und Struktur des Centriols erweisen sich als äußerst konstant, so befindet sich dieser stark kontrastierbare

Körper in der Anfangsphase immer in einer Einbuchtung der Kernhülle. Es ist gelungen, das Centriol bei allen verwendeten Fixierungen darzustellen, so daß die Aussagen über Lage und Struktur gut belegt werden können (Abb. 14, 21,26,32,33).

Wie in der meiotischen Basidie (LERBS & THIELKE 1969) so ist auch hier kein Hinweis auf eine 9- oder 9+2-Struktur des Centriols in den Fruchtkörperstielzellen zu finden. Deutlich kann dagegen im EM-Bild beim Centriol zwischen einem rundlich-ovalen, stark kontrastierten Kern und einer ringförmigen, weniger kontrastreichen Randzone unterschieden werden. Die mehr diffus erscheinende Ringzone hat etwa eine Breite von 0,05 µ und schließt direkt an die äußere Kernmembran an (Abb.9). Mit ca. 0,1 µ Durchmesser erreicht die Zentralstruktur nur die Hälfte des Ausmaßes des von LERBS & THIELKE (1969) beschriebenen Centriols des diploiden Kerns der Basidie; dagegen ist auch dort der Abstand von der Kernhülle der gleiche.

Die nächste Phase der Centriolentwicklung zeigt eine bipolare, hantelförmige Struktur, die in der Längsausdehnung parallel zu der inzwischen wieder ungebuchteten Kernhülle liegt (Abb. 10,15). Auch hier besteht durch eine jetzt weniger deutliche Randzone ein Abstand von 0,05 µ zur Kernmembran. Die Länge der bipolaren Struktur kann mit ca. 0,3 µ angegeben werden; jedoch erhöht sich dieser Wert im Laufe der weiteren Centriolentwicklung: In der EM-Aufnahme 11 werden z.B. 0,45 µ gemessen.

Es ist nicht gelungen, das nächste Stadium der Centriolgenese darzustellen, es wird jedoch vermutet, daß es dem Bild c bei LERBS & THIELKE (1969) entspricht. Zu diesem Zeitpunkt sind aus dem bipolaren Körper zwei getrennte, rundliche Strukturen hervorgegangen, die durch von ihnen radial ausgehende Mikrotubuli gekennzeichnet sind.

3.6.3. Der Spindelapparat

Verfolgt man die Genese des Spindelapparates, so wird deutlich, daß an der Organisation dieser Struktur die Centriol-Körper wesentlich beteiligt sind. Die Auswertung der EM-Aufnahmen läßt erkennen, daß diese Körper im Laufe der folgenden Kernphase weiter auseinander wandern und sich schließlich direkt polar gegenüberliegen. Dabei ragen von den Spindelpolen Mikrotubuli in die Kernregion und setzen offenbar an stärker kontrastiertes DNS-Material an (Abb. 12,16). Gleichzeitig strahlen aber auch Tubuli von den Polen in das Cytoplasma (Abb. 12).

Die EM-Aufnahme 16 wird nun dahingehend interpretiert, daß hier der Spindelapparat fast fertig ausgebildet ist, jedoch liegt der Schnitt so, daß nur ein Spindelpol getroffen ist. Darüber hinaus sind aber auch Tubuli-Anschnitte zu sehen, die offenbar vom anderen, nicht sichtbaren Pol ausgesendet werden. Diese Mikrotubuli zeigen sich im Schnitt als röhrenförmige Gebilde, die einen Durchmesser von ca. 20 mμ aufweisen und damit nicht wesentlich von den bei LERBS (1970) genannten Werten abweichen. Hervorzuheben ist, daß während der Endphase des Aufbaus des Spindelapparates sowohl Kernhülle als auch Nukleolus noch vollständig erhalten sind (Abb. 16).

Die kurz auf das oben beschriebene Stadium folgende Kernteilungsphase ist offenbar in den Abbildungen 17 und 18 - sie zeigen aufeinanderfolgende Schnitte - dargestellt: Die Kernhülle ist nicht mehr intakt; beachtliche Reste der Kernmembranen sind jedoch besonders um den Spindelpolen herum auszumachen. In den EM-Aufnahmen läßt sich sogar die untere Doppelmembran-Struktur fast von Pol zu Pol verfolgen. Die Längsausdehnung des gesamten Spindelapparates beträgt knapp 4 μ, dabei ist jeweils um die Pole offensichtlich Kernmaterial von ca. 1 μ Durchmesser konzentriert. Zwischen diesen beiden Zonen sind Kernmembranreste, Ribosomen und einzelne Vesikel zu erkennen.

3.6.4. Vesikelfeld und Polysomen

Die nächste Phase des Kernteilungsvorganges bringt die Rückbildung des Spindelapparates: Nur einige, offenbar zusammenhangslos in der Kernteilungszone liegende Tubulibündel erinnern an ihn. Dagegen sind keine Strukturen mehr zu erkennen, die mit den ehemaligen Centriol-Körpern zu identifizieren wären. Zu sehen sind dagegen Kernmaterialzonen, die in ihrer Ausdehnung den oben beschriebenen entsprechen. Vereinzelte Doppelmembranstücke in unmittelbarer Nähe dieser Zonen werden als Reste der alten Kernhülle angesprochen. (Abb. 19).

Als neu auftretende Struktur fällt ein gut ausgebildetes Vesikelfeld auf, das sich zwischen den Kernmaterialarealen erstreckt. Dabei erscheint der Inhalt der einzelnen von einer Membran umgebenen Bläschen kontrastlos. Zwischen und in unmittelbarer Nähe dieser Vesikel sind zahlreiche Polysomenformationen zu beobachten. Sie bilden aus ca. 6-12 Ribosomen radiäre oder spiralige Figuren (Abb. 20) und erinnern damit z.B. an die in Abb. 44 bei SITTE (1965) gezeigten Polysomen. Diese Beobachtung spricht gegen die Kernporen als Polysomen-Syntheseort (MEPHAM & LANE 1969), weil zum Zeitpunkt des Auftretens der Polysomen sich die Kernhülle schon im Zustand der Fragmentation befindet. Vielmehr scheint dagegen die Zusammensetzung der Polysomen aus Untereinheiten im Cytoplasma zu erfolgen.

3.6.5. Die DNS-Verteilung

Cytologische Untersuchungen an Pilzzellen erweisen sich u.a. deswegen als schwierig, weil "Chromosomes and chromatin are difficult to elucidate by elektron microscopy ...."(BRACKER 1967). - Auch die hier zur EM-Beobachtung angewendete GA-OsO_4-Fixierung, sie erwies sich für die Erhaltung von Feinstrukturen wie etwa die der Mikrotubuli am günstigsten, brachte das Chromosomenmaterial nicht ausreichend erkennbar zum Vorschein. Lediglich einige stärker konstrastierte Flecken innerhalb der Kernhülle lassen auf

DNS-Akkumulationen schließen (Abb. 12,16). Zusätzliche variierte Stück- und Schnittkontrastierungen mit Uranylacetat und -nitrat (vergl. RUTHMANN 1966, REIMERS 1967) brachten keine wesentlichen Verbesserungen der Ergebnisse. Ebenso erfolglos erwiesen sich Stückkontrastierungen mit Wismut-Salzen (vergl. ALBERSHEIM & KILLIAS 1963).

Um nun doch gewisse Vorstellungen über die DNS-Verteilung während der beschriebenen Kernteilungsphasen zu gewinnen, wurde die $KMnO_4$-Fixierung herangezogen. Bei dieser Fixierungsmethode wird offenbar das DNS-Material herausgelöst, und es erscheint dann im EM-Bild als kontrastlose Struktur.

Abbildung 21 gibt Kerne im Stadium der Centriolausbildung wieder. Das DNS-Material zeigt hier ein mehr oder weniger gleichmäßig gefleckte Muster der Verteilung. Dieses Muster weicht nicht wesentlich von dem der Interphasekerne ab (vergl. Abb. 6-8,35) und zeigt zudem noch eine Übereinstimmung mit der DNS-Verteilung anderer, Glutaraldehyd-fixierter Interphasekerne (vergl. z.B. PEVELING 1968). Ein vermutlich erheblich später liegendes Kernteilungsstadium zeigt das EM-Bild 22: Es wird dahingehend interpretiert, daß sich hier gerade die neu synthetisierte Kernhülle um das Kernmaterial des einen im Schnitt sichtbaren Tochterkerns schließt. Die DNS-Substanz erscheint dabei kompakt und nimmt den zentralen Zellkernraum ein. Eine ähnliche Verteilung liegt in der darauf folgenden Phase vor, in der die Kernmembranen bereits geschlossen sind (Abb. 23). Im weiteren zeitlichen Verlauf der Tochterkerngenese scheint sich das DNS-Material aufzulokkern, um dann schließlich wieder das typische Muster des Interphasekerns zu zeigen (Abb. 24,35). - Die Zuordnung der $KMnO_4$-Bilder 21-24 erfolgte auf Grund des Fixierungszeitpunktes und der feststellbaren Kernzahlen in den betreffenden Zellen.

Die Abbildung 22 läßt nun weiterhin die Vermutung zu, daß hier ähnlich wie bei der Meiose in den Basidien (LERBS 1970) die neue Kernhülle von einem ER-Membrankom-

plex zur Verfügung gestellt wird. Der hier abgebildete ER-Körper zeigt zwar im Vergleich zu dem in der Basidie eine geringere Dimension, vielleicht ist er aber nur seitlich angeschnitten, oder er befindet sich schon im Zustand der Degeneration. Wie LERBS (1970) in überzeugender Weise belegen konnte, zerfällt der ER-Komplex bei der GA-OsO_4-Fixierung in Vesikel; demnach wäre das unter 3.6.4. beschriebene Vesikelfeld einem ausgedehnten ER-Membranensystem gleichzusetzen.

3.6.6. Das Modell der Kernteilung

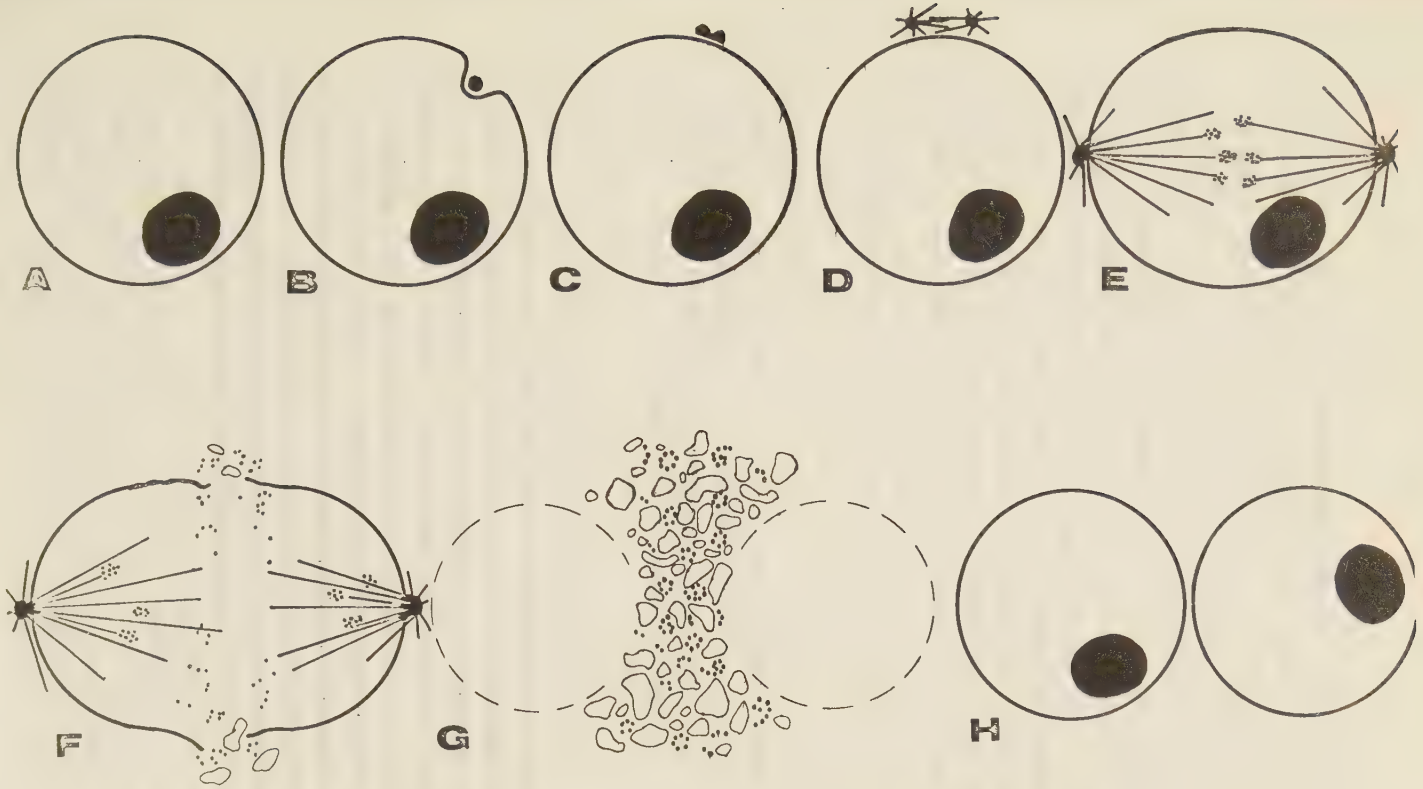
Um eine übersichtliche Darstellung der elektronenmikroskopischen Untersuchungsergebnisse zu geben, wurde das in Schema 3 wiedergegebene Modell des Kernteilungsvorganges in den Fruchtkörperstielzellen entworfen. Dabei entsprechen die Skizzen A-C und E-H mehr oder weniger den EM-Aufnahmen 9-20; das Stadium D wurde postuliert und ist von LERBS & THIELKE (1969) in der meiotischen Basidie für C o p r i n u s r a d i a t u s nachgewiesen worden. Eine Zuordnung der einzelnen hier gezeichneten Stadien zu den bekannten Phasen der klassischen Mitose ist aus dem Grunde schwierig, weil es nicht ausreichend gelungen ist, die Chromosomen und ihr Verhalten während der Kernteilung darzustellen. Es sind lediglich DNS-Anhäufungen beobachtet worden, die dann auch in 3E und F angedeutet sind. Zur Interpretation der Kernphasen wurde deshalb das Schema der somatischen Kernteilung bei A r m i l l a r i a m e l l e a verstärkt herangezogen, das von MOTTA (1969) entworfen wurde. Es sei darauf hingewiesen, daß zwischen den beiden Kernteilungsmechanismen markante Unterschiede bestehen.

In den Skizzen A und H sind Interphasekerne dargestellt; mit 3B beginnt die eigentliche Prophase, die an dem Auftreten des Centriols in der typischen Eindellung der Kernhülle zu erkennen ist. Während der Prophase verläuft die weitere Entwicklung des Centriol-Körpers, bis in der Metaphase (3E) der Spindelapparat aufgebaut ist.

Dabei setzen einige Mikrotubuli am kondensierten DNS-Material an. Ob es in der Metaphase zur Ausbildung von "Zentralstrang-Tubuli", die von Pol zu Pol reichen, kommt (vergl. GIRBARDT 1968), ist aus den vorliegenden EM-Aufnahmen nicht zu entscheiden. Allerdings soll der Spindelapparat in den Basidien von C o p r i n u s l a g o p u s (=r a d i a t u s) nach LU (1967) aus "chromosomalen" Mikrotubuli, die eine Verbindung zwischen Centriol und DNS-Partikeln herstellen und den die Pole verbindenden "zentralen" Tubuli aufgebaut sein. Auch LERBS (1970) schließt sich dieser Auffassung an. Jedoch könnten die EM-Bilder des Spindelapparates in den Basidien (LU 1967, LERBS 1970) und in den Fruchtkörperstielzellen von C o p r i n u s r a d i a t u s auch dahingehend interpretiert werden, daß hier die sogenannte "zentralspindellose Centrosomenmitose" (GEITLER 1934) vorliegt. Auch SAKAI (1969) nennt diese Möglichkeit dieses Spindeltyps.

In 3F wird die schematische Darstellung der Anaphase angeboten. Dieses Stadium ist durch das Aufreißen der Kernhülle, das Auseinanderweichen der Kernhälften und durch die Verlagerung des DNS-Materials um die Spindelpole herum gekennzeichnet. Aus dem Vergleich der Schnittfolge Abb. 17 und 18 kann geschlossen werden, daß der Transport der DNS auf eine Verkürzung der Tubuli beruht. Es sei an den kontraktilen Charakter der Spindelfaser erinnert (vergl. SITTE 1965, BAJER & MOLE-BAJER 1969). Weiterhin sind während der Anaphase das Vorhandensein von Ribosomen-reichem Cytoplasma zwischen den Kernmaterialzonen und das Auftreten einzelner Vesikel in den angrenzenden Bereichen zu beobachten. Das Auseinanderweichen der Kernhälften könnte durch das Eindringen von Cytoplasma in den Zwischenraum bewirkt werden.

In der Telophase (3G) ist der Spindelapparat, d.h., Mikrotubuli und Centriol-Körper zurückgebildet. Auch die Kernmembranen sind verschwunden, so daß von den eigentlichen Kernhälften nur noch das Kernmaterial als erkennbarer Rest zurückbleibt. Neu hinzugekommen ist ein ausgedehntes



Schema 3 : Modell der Kernteilung in den Fruchtkörperstielzellen von C o p r i n u s r a d i a t u s.

A+H = Inter-, B-D = Pro-, E = Meta-, F = Ana-, G = Telophase

Vesikelfeld und Polysomen-Formationen. In den Skizzen F und G ist die Vorstellung angedeutet worden, daß diese Polysomen aus den in der Anaphase auftretenden Ribosomen hervorgegangen sein könnten.

Über den Mechanismus der Restitution der Kernmembranen läßt sich aus den EM-Aufnahmen nichts Direktes ableiten. Es wird jedoch vermutet, daß die Vesikel Baumaterial zur Verfügung stellen, die eigentliche Synthese der Membranproteine aber an den Polysomen erfolgt. Polysomen sind die Orte der Eiweißsynthese(KLIMA 1967), und SITTE (1969) weist darauf hin, daß ihr Auftreten auf bestimmte Entwicklungsphasen beschränkt ist. Unter diesem Aspekt könnte das Erscheinen typischer Polysomen-Strukturen ein Charakteristikum der Telophase in den Fruchtkörperstielzellen von C o p r i n u s r a d i a t u s sein.

Das im Schema 3 vorgelegte Modell der Kernteilung könnte wahrscheinlich dahingehend abgeändert werden, daß an die Stelle des Vesikelfeldes (= Erscheinungsform bei GA-OsO_4) ein ER-Membransystem (= Erscheinungsform bei $KMnO_4$) zu setzen wäre (vergl. LERBS 1970).

3.6.7. Der zeitliche Verlauf

Dem Schema 2 ist zu entnehmen, wie die Kernteilungen und die Fruchtkörperentwicklung in zeitlicher Beziehung stehen. Die sprunghaften Änderungen der Kernzahlen und das konstante Anwachsen auf Werte um 2^n ließen aus den lichtoptischen Untersuchungen die Vermutung zu, daß die Kernteilungen synchron verlaufen. Diese Ansicht wird durch elektronenmikroskopische Befunde unterstützt: So treten mit einer gewissen Variationsbreite innerhalb einer Fixierung nur Kerne einer Phase auf. In Fruchtkörperstielzellen, die zum Zeitpunkt der Interphase fixiert wurden, sind z.B. nie Kernteilungsstadien gefunden worden. Ist dagegen die Prophase festgehalten, treten in den Kernanschnitten regelmäßig Centriole des einfachen oder bipolaren Typs zu Tage. Strenge Synchronie scheint vor allem in einer einzelnen Stielzelle zu herrschen, so zeigen die Abb. 25-27 jeweils

mehrere Kerne, die sich einheitlich in einer bestimmten Teilungsphase befinden (Inter-, Pro- und Metaphase)!

Auf die Größe des Zeitraumes für den Ablauf des gesamten Teilungsvorganges läßt sich nur indirekt schließen, da eine Vitalbeobachtung der Mitose aus technischen Gründen in den Stielzellen nicht möglich war. - GIRBARDT (1968) mißt bei phasenoptischen Untersuchungen der Kernteilung im Mycel von *Polystictus versicolor* eine Zeitdauer von 5 min für den Teilungsvorgang. Auch THIELKE (pers. Mitteilung) ermittelt bei Lebendbeobachtungen der vegetativen Kernteilungen in den Hyphen von *Stropharia*, *Phallus* und *Cephalosporium*, daß die Mitosen innerhalb weniger Minuten vor sich gehen.

Obwohl der Zeitpunkt der letzten Kernteilung in dem Fruchtkörper von *C. radiatus* ziemlich exakt zu bestimmen ist, erwies es sich als schwierig, Kernteilungsphasen in dem entsprechend fixierten Material zu finden. Daraus wird die Vermutung abgeleitet, daß auch hier die Mitose innerhalb weniger Minuten abläuft. Dabei scheint die Prophase - sie wird verhältnismäßig oft getroffen - zeitlich am längsten zu währen. Bedenkt man nun, daß nach GIRBARDT (1968) der Aufbau des Spindelapparates sich innerhalb von 30 sec vollzieht, wird verständlich, daß diese Phase nur äußerst schwer in den Fixierungen zu finden war. Zusätzlich wirkte natürlich die schon erwähnte Variabilität des Kernteilungspunktes störend (s.2.3.1.). Ferner wird unter Berücksichtigung des offenbar sehr raschen Ablaufs von Ana- und Telophase deutlich, daß trotz der strengen Synchronie des Kernteilungsvorganges beide Phasen in einer Zelle angetroffen wurden (Abb. 28). Andererseits spricht gerade dieser Befund indirekt ebenfalls für den äußerst schnellen Mitose-Ablauf.

3.7. Allgemeine Substruktur der Fruchtkörperstielzelle

Bei der Untersuchung des Kernteilungsmodus sind auch Beobachtungen über Struktur und Verhalten von Zellorganellen gemacht worden, die nicht direkt in Beziehung mit der Kernvermehrung stehen. Diese Ergebnisse sollen hier nur skizziert und kurz diskutiert werden, ohne daß eine annähernd ausreichende Behandlung dieser Thematik erfolgt.

Zunächst kann die Tatsache festgehalten werden, daß im Verlauf der Streckung von Stiel und Zellen eine Zunahme der Zahl an cytoplasmatischen Bestandteilen generell zu beobachten ist: So ist in den EM-Aufnahmen 5-7 z.B. das Anwachsen der Mitochondrien-, Cytosomen- und ER-Membranen-Zahl zu verfolgen.

3.7.1. Die Zellwand

Das Zellwandmaterial zwischen zwei benachbarten Stielzellen läßt bei den verschiedenen Fixierungen eine spezifische Schichtung erkennen. Sowohl bei der GA-OsO_4- (Abb.26, 42) als auch bei der $KMnO_4$-Fixierung (Abb. 22,23,35) ist beim "3.Tag-Pilz" eine schmale, kontrastarme Zone zu erkennen, die sich an das Plasmalemma anschließt. Ob diese Region - sie ist auch bei der GA/$KMnO_4$-Fixierung deutlich auszumachen (Abb. 30) - durch das sich Ablösen der Plasmamembran vom eigentlichen Zellwandmaterial oder durch das Vorhandensein entsprechend kontrastloser Substanzen zustandekommt, ist nicht zu entscheiden. Zumindest schließt sich an diese elektronenoptisch leere Zone eine deutlich dunkel kontrastierte Zellwandmaterialschicht an, die besonders gut bei der GA-OsO_4-Fixierung hervortritt (Abb. 26,42). Die Verbindung zwischen zwei Nachbarzellen wird durch eine dritte, heller kontrastierte Wandschicht hergestellt.

Die Gesamtausdehnung der Zellwand zwischen zwei Plasmalemma-Abgrenzungen kann für den "3.Tag-Pilz" mit ca. 0,35 µ angegeben werden. Beim Übergang zum "4.Tag-Pilz", d.h., während der Streckung des Fruchtkörperstiels, quillt das Zellwandmaterial offenbar stark auf und verliert die

charakteristische Schichtung (Abb. 8,40). Die Vermutung, daß zu diesem Zeitpunkt schon die hydrolytische Wirkung von Enzymen eingesetzt hat, die dann später zur Autolyse des Pilzes führt (ITEN 1970), wird dadurch unterstützt, daß sich in diesem Stadium der Fruchtkörperentwicklung die Stielzellen mit Präpariernadeln leicht voneinander trennen lassen.

3.7.2. Das Plasmalemma

Mit Hilfe der Lupe läßt sich in den Abbildungen 11 und 42 die Dreischichtigkeit des Plasmalemmas erkennen. Damit scheint auch für das vorliegende Objekt die Einheitsmembran bestätigt (vergl. LERBS 1970).

Die Erscheinungsform des Plasmalemmas erweist sich als Fixierungs-abhängig: Bei Verwendung der $K_2Cr_2O_7$-, GA- und GA-OsO_4-Gemische ergeben sich mehr oder weniger stark gewellte Membranen (Abb. 31, 14,34, 26,42). Glatt bis leicht gewellt wird dagegen das Plasmalemma durch die $KMnO_4$- (Abb. 7,8,22-24), besonders geradlinig durch die GA/$KMnO_4$-Fixierung dargestellt.

Die zuerst von GIRBARDT (1958,1961) bei Pilzhyphen beschriebenen und später von MOORE & McALEAR (1961) Lomasomen genannten vesikulären Gebilde des Plasmalemmas sind auch in den Fruchtkörperstielzellen von C o p r i n u s r a d i a t u s zu beobachten (Abb. 27,42). Lomasomen wurden in einem breiten Spektrum von Pilzen (z.B. von BENEKE 1963, BERLIN & BOWEN 1964, BRACKER & BUTLER 1963, EHRLICH & EHRLICH 1966, HAWKER & ABBOTT 1963, HENDY 1966, MOORE & McALEAR 1963, WELLS 1965, WILSENACH & KESSEL 1965) aber auch bei Algen (z.B. von BARTON 1965, BOUCK 1962, CRAWLEY 1965) und sogar bei höheren Pflanzen (z.B. von ESAU u.a. 1966, HANCHEY & WHEELER 1966, MOLLENHAUER u.a. 1960) nachgewiesen. Dabei wurden diesen vermeindlichen Organellen vornehmlich eine sekretorische Funktion etwa bei der Zellwandbildung und -verdickung zugeschrieben (BRACKER 1967). Die Tatsache aber, daß beim vorliegenden

Objekt Lomasomen nie bei den $KMnO_4$-haltigen Fixierungen beobachtet wurden, scheint die in letzter Zeit vertretene Ansicht zu unterstützen, daß es sich bei den Lomasomen nicht um echte Organelle sondern um Fixierungsartefaktbildungen des Plasmalemmas handelt (FALK 1969).

3.7.3. Die Dolipore

Nach MOORE (1965) ist die typische Dolipore ein wichtiges Kennzeichen der Basidiomyceten und entspricht als charakteristisches Merkmal dieser systematischen Gruppe der Bedeutung nach der Basidie. Ihr Auftreten ist in vielen Vertretern der Ständerpilze nachgewiesen (z.B. von BERLINER & DUFF 1965, DAY 1966, HYDE & WALKINSHAW 1966, MANOCHA 1965 MOORE &McALEAR 1962, THIELKE 1969, VOELZ & NIEDERPRUEM 1964 WELLS 1964, WILSENACH & KESSEL 1965a).

Von MOORE(1965) wird das Schema entworfen, daß im Gegensatz zur Dolipore im Mycel die Porenkappe in den dikaryotischen Hyphen der Fruchtkörper nicht perforiert ist. Als Beispiele werden *Auricularia*, *Calvatia*, *Dacrymyces*, *Exidia*, *Meruliius* und *Polyporus* angeführt. Für die vielkernigen Fruchtkörperstielzellen von *Coprinus radiatus* kann das von MOORE (1965) angebotene Modell nicht übernommen werden: In allen beobachteten Stadien der Pilzentwicklung erscheint die Dolipore einheitlich mit einer perforierten Kappe bedeckt(Abb. 36-38). Auffällig ist dagegen, daß die Porenöffnung des jungen "1.Tag-Pilzes" stets durch zwei Pfropfen aus elektronendichtem Material verschlossen ist (Abb. 36). Ähnliche Porenverschlüsse werden für die Fruchtkörperzellen von *Exidia* (MOORE 1965) und für das vegetative Mycel von *Polystictus* (GIRBARDT 1961) berichtet. Die Doliporen des "3.Tag-Pilzes" (Abb. 37,38) scheinen dagegen einen ungehinderten Transport von Vesikeln zuzulassen, die offenbar von Membranen des ER`s abgeschnürt werden (Abb. 37).

Für einen Transport von Organellen, wie er z.B. bei der einfach gebauten Pore im Schizophyllum-Mycel (NIEDERPRUEM & JERSILD 1968) oder auch in Mycel von Coprinus lagopus (GIESY & DAY 1965) beobachtet werden konnte, sind hier keine Anhaltspunkte gefunden worden; er erscheint auch auf Grund des komplizierten Baus der Doliporen in den Fruchtkörperstielzellen für unwahrscheinlich. - SCHRAMM (pers. Mitteilung) kann eine Lokalisation von Phosphatasen in den Doliporen der Stielzellen von C. radiatus nachweisen, und er vermutet, daß diese Enzyme eine Funktion beim Stofftransport ausüben. Vielleicht kämen die hier beobachteten Vesikel (Abb. 37,38) als Transportsystem in Frage. Es wäre nun interessant zu wissen, inwieweit ein Stofftransport auch in den ganz jungen Fruchtkörpern mit den anscheinend verschlossenen Doliporen stattfinden kann.

3.7.4. Das Endoplasmatische Retikulum (ER)

Das ER in den Stielzellen des Fruchtkörpers von C. radiatus erweist sich in seiner Darstellungsmöglichkeit ebenfalls als Fixierungs-abhängig. So erscheint es bei GA-OsO_4- und $K_2Cr_2O_7$-behandeltem Pilzmaterial als aufgeblähte und z.T. vesikulierte Struktur (Abb. 25-27, 31). In den Fixierungen mit GA (Abb. 13-15), $KMnO_4$ (Abb. 22-24,35) und GA/$KMnO_4$ (Abb. 29,30) herrscht dagegen der membranöse Charakter des ER`s vor. Dabei zeigen die ER-Membranen bei den Nukleinsäure-erhaltenden Fixierungen eine mehr oder weniger deutliche Aufreihung von Ribosomen an den Außenrändern (Abb. 9,14,15,25,37). Dieses Ergebnis steht im gewissen Widerspruch zu dem Befund von LERBS(1970), der kein rauhes ER in der Basidie von C. radiatus vorfindet. Das Auftreten von "rough ER" wird auch für andere Pilze bestätigt, so von GAY & GREENWOOD (1966) für Saprolegnia ferax, von LESSIE (1967) für Blastocladiella emersonii und von PEYTON & BOWEN (1963) für Peronospora manshurica. Dagegen scheinen auf Grund der unterschied-

lichen Fixierungseinflüsse nur wenig beweiskräftige Ergebnisse vorzuliegen, die ein Vorkommen des "smooth ER", wie es typisch in den tierischen Zellen auftritt (FAWCETT 1966), auch für die Pilzzelle bestätigen können (BRACKER 1967).

Die EM-Aufnahme 19 erweist sich in der Hinsicht als aufschlußreich, daß sie wandständiges membranöses ER zeigt. Gleichzeitig wird auch das Vesikelfeld der Telophase dargestellt. Setzt man nun das Vesikelfeld einem ER-Membranensystem gleich (s. 3.6.6.), so ergibt sich, daß dieses temporär auftretende ER-Feld einen offenbar labileren Charakter als das normale rauhe ER der Stielzellen hat.

3.7.5. Die Mitochondrien

Die Mitochondrien in den Fruchtkörperzellen gehören dem Cristae-Typ an und weichen damit nicht von den Mitochondrien der meisten Pilze ab (HAWKER 1965); lediglich bei den Oomyceten ist der tubuläre Typ konstant vertreten (BRACKER 1967). Die Längsausdehnung dieser Organellen kann hier zwischen 0,5 und 5 µ (Abb. 22) schwanken, während der Durchmesser mit etwa 0,35 µ angegeben werden muß. Wie auch bei LERBS (1970), THIELKE (pers. Mitteilung) und GIRBARDT (1969) hängt die Richtung der Cristae auch bei den Fruchtkörperstiel-Mitochondrien vom verwendeten Fixans ab: So verlaufen die Membraneinstülpungen bei der GA-OsO_4-Fixierung parallel zur Längsachse (Abb. 25), bei Anwendung der $KMnO_4$-Methode sind sie dagegen senkrecht ausgerichtet (Abb. 21,22). Die Ansicht von GIRBARDT (1969), daß die längsorientierten Cristae dem Vitalbild entsprechen, wird dadurch unterstützt, daß diese Richtung auch bei den anderen Fixierungen vorherrscht. Artifizieller Natur ist wahrscheinlich auch das Auftreten ring- und hantelförmiger Mitochondrien (Abb. 27,34).

Die bei der $KMnO_4$-Fixierung auftretenden kontrastlosen Stellen im Chondrioplasma werden als vermutliche Or-

te der Mitochondrien-DNS angesprochen (Bild 22). Es sei aber darauf hingewiesen, daß auch bei der an sich Nukleinsäure-konservierenden GA-OsO_4-Fixierung ähnliche kontrastlose Flecken beobachtet werden (Abb. 25).

3.7.6. Glykogen und Cytosomen

Glykogen ist das primäre Polysaccharid-Speicherprodukt der Tiere (FAWCETT 1966) und Pilze (ZALOKAR 1965). Beim lichtoptischen Jodnachweis dieser Substanz zeigt sich für den apikalen Stielabschnitt, daß das Glykogen außerordentlich stark in den Randzellen des Fruchtkörperstiels konzentriert ist; zur inneren Markhöhle (Schema 1) hin nimmt die braune Nachweisfärbung deutlich ab. Diese Beobachtung bestätigt sich für den "2., 3. und 4.Tag-Pilz". Nach BORRISS (1934a) verschwindet allerdings das Glykogen – die Stielspitze macht dabei offensichtlich eine Ausnahme - während der Streckung des Fruchtkörpers. Es ist nicht geklärt, inwieweit das Glykogen oder seine Abbauprodukte als osmotisch wirksame Stoffe Einfluß auf den Mechanismus des Streckungswachstums haben. Eine polare Verteilung des Polysaccharids wurde deutlich am "2.Tag-Pilz" beobachtet: Das zum Bulbus gerichtete Zellende war stets stärker angefärbt. BORRISS (1934a) bemerkt dazu:" Das Glykogen ist in der Zelle meistens nicht gleichmäßig verteilt, sondern oft nur an der Basis angehäuft. Wegen dieser Lage, die an die der Statolithenstärke höherer Pflanzen erinnert, könnte man eine Beziehung zur Geoperzeption vermuten."

Die elektronenoptische, granuläre Erscheinungsform des Glykogens (Abb. 34,35,42) erinnert stark an EM-Aufnahmen des gleichen Speicherprodukts bei ZALOKAR (1965), MAUGINI (1967) und WELLS (1970) und kann daher als Identifizierungsmethode gelten (BRACKER 1967). Stets assoziiert mit den Glykogen-Partikeln treten in den Fruchtkörperstielzellen sphäroide Organelle auf, die offenbar von einer bei verschiedenen Fixierungsmethoden erkennbaren Membran begrenzt werden (Abb. 30,33,35) und damit als echte Cytosomen anzusprechen wären (SITTE 1969). Mit Hilfe der Ge-

frierätztechnik weisen MOOR & MÜHLETHALER (1963) nach, daß die Lipid-Tropfen in der Hefezelle von einer Einheitsmembran umgeben sind. Jedoch könnte man bei der Betrachtung der EM-Aufnahmen und beim Vergleich der verschiedenen Fixierungsergebnisse (Abb. 30,33-35) zu der Auffassung gelangen, daß es sich in den Fruchtkörperstielzellen von C. r a d i a t u s nicht um eine begrenzende Einheitsmembran sondern vielmehr um Lipid-Tropfen handelt, bei denen " a clear center is surrounded by a dark cortical zone that reacted with the fixative."(BRACKER 1967). Bei den GA- und GA/$KMnO_4$-Fixierungen tritt deutlich der kugelförmige Charakter der Lipid-Tropfen hervor; er weist auf eine flüssige Konsistenz hin (SITTE 1965). Der Durchmesser dieser Organelle liegt auffällig einheitlich um einen Mittelwert von ca. 0,45 µ und schwankt höchstens zwischen 0,2 und 0,8 µ.

3.7.7. Hyphen-ähnliche Zellen

Der Fruchtkörper von C o p r i n u s r a d i a t u s wird von langgestreckten, schmalen Zellen durchzogen, die im Bau wesentlichen von den eigentlichen Stielzellen abweichen. Schon FAYOD (1889) unterscheidet im Fruchtkörper der Agaricales "Fundamental-" und "Konnektivhyphen", wobei letztere für den Transport von Wasser und Baustoffen verantwortlich sein sollen. WEIR (1911) nennt diese spezifizierten Zellen "Milchröhren" und verwendet damit einen anatomischen Begriff aus der Gewebelehre für höhere Pflanzen. Sogar zwei weitere Zellarten sollen neben den typischen Stielzellen im Fruchtkörperstielgewebe von C. l a g o p u s nach BORRISS (1934a) auftreten: Das zentrale Leitungsgewebe kleidet die Markhöhle aus, während ein Netz feiner Hyphen die Stielzellen umspinnt. BORRISS diskutiert für die feinen Hyphen - sie weisen Schnallenbildungen auf und anastomieren untereinander - eine zusätzliche Stützfunktion für den Pilzstiel. Weiterhin führt er die Fähigkeit der Aussprossung von Fruchtkörperstielstückchen auf diese dem vegetativen Mycel ähnelnden Hyphen zurück:"Ich möchte ..... für wahrscheinlich halten, daß überhaupt nur

diese Hyphen zum Auswachsen befähigt sind." Nach BORRISS sollen zwar diese Hyphen nicht aber die hoch differenzierten Stielzellen wieder in den meristematischen Zustand übergehen können.

"Leitungshyphen" (LOHWAG 1941) können senkrecht (Abb. 41) oder parallel (Abb. 40) zur Längsachse des Fruchtkörpers laufen. Besonders häufig trifft man im Bereich der innersten Markzellen (vergl. Schema 1) auch auf Stielzellen, die vom gewohnten Bild abweichen und sich offenbar schon in einem Zustand der beginnenden Autolyse befinden (Abb. 39). Zahlreich sind in dieser Region weiterhin die Hyphen-ähnlichen Zellen, die z.T. Schnallen-ähnliche Ausstülpungen der Zellwand erkennen lassen (Abb. 39). Die Ultrastruktur dieser "Leitungshyphen" unterscheidet sich grundsätzlich durch eine geringere Zahl an Organellen von den typischen Stielzellen; so sind z.B. hier die hohen Kernzahlen nicht zu beobachten. Aber auch durch den Besitz von großen, vermutlich proteinösen Kristallen weichen sie cytologisch von den normalen Fruchtkörperstielzellen ab (Abb. 39-41).

Anhaltspunkte dafür, daß nun diese Hyphen-ähnlichen Zellen den Leitgefäßen der höheren Pflanzen entsprechen, und sie tatsächlich Funktionen des Stoff- und Wassertransportes wahrnehmen, können allerdings aus den hier vorliegenden elektronenoptischen Ergebnissen nicht direkt abgeleitet werden.

4. DISKUSSION

4.1. Deutungsversuche der Kernvermehrung

Obwohl noch heute in den gängigen Lehrbüchern (z.B. MÜLLER & LÖFFLER 1968, NULTSCH 1968, STRASBURGER 1967) ein aus dikaryotischem Schnallenmycel aufgebauter Fruchtkörper als typisch für die Basidiomyceten angesehen wird, ist das Auftreten von vielkernigen Fruchtkörperzellen seit langem bekannt. So schreibt schon de DARY 1884 in seiner Morphologie und Biologie der Pilze: ".....führt das Protoplasma der gestreckten vegetativen Zellen der untersuchten Pilze je mehrere bis viele sehr kleine Kerne, deren Theilung und Vermehrung nicht in directer morphologischer Beziehung zur vegetativen Zelltheilung steht." - Bald bestätigten weitere Untersuchungen das Vorkommen von vielkernigen Stielzellen bei den Ständerpilzen (z.B. WAGER 1893, MAIRE 1902, HARPER 1902, NICHOLS 1904, KNIEP 1913). Bezeichnender Weise veröffentlicht HIRMER (1920) seine Ergebnisse unter dem Titel: "Zur Kenntnis der Vielkernigkeit der Autobasidiomyceten."

Allerdings vermutet HIRMER, daß es sich bei dem Auftreten der Vielkernigkeit um "gelegentliche Vorgänge" handelt. MAIRE (1902) vertritt die Ansicht, daß vielkernige Zellen durch mehrmaliges Ausbleiben der Querwandbildung entstehen; für HARPER (1902) ist die Vielkernigkeit ein sekundäres Erscheinungsbild älterer Fruchtkörperstielzellen. Neuerdings bringt auch GEITLER (1965) den Vorgang der Kernvermehrung bei höheren Basidiomyceten mit Alterungs- und Vergrößerungsprozessen der Stielzellen in Verbindung. Diese Erscheinung soll dabei der Endopolyplodisierung bei Angiospermenzellen entsprechen.

Die Kernvermehrung im Fruchtkörper von C o p r i n u s r a d i a t u s könnte unter diesen Gesichtspunkten als ein notwendiger, die Zellstreckung erst ermöglichender Vorgang verstanden werden; die Kernvermehrung besorgt gewissermaßen eine ausreichende Kerndichte in den

gestreckten Stielzellen; gegen eine derartige Interpretation könnten aber folgende Einwände vorgebracht werden:
1. Die Kernteilungen setzen zeitlich weit vor dem Beginn der eigentlichen Stielstreckung ein und sind darüber hinaus auch gut zehn Stunden vor ihm abgeschlossen.
2. Zwar findet GEITLER (1965) in den größten Stielzellen des Fruchtkörpers von C l a v a r i a auch die höchsten Kernzahlen, jedoch kann bei C. r a d i a t u s keine direkte Relation zwischen Kernzahl und Zellgröße gefunden werden. Hier haben auch Stielzellen unterschiedlicher Länge (vergl. 3.3. Minima und Maxima der Zellgrößen!, Tabelle) stets die der Entwicklungsphase entsprechende Kernzahl.

Interessant ist im Zusammenhang mit den Kernvermehrungsvorgängen die Tatsache, daß auch zahlreiche vegetative Mycelien vielkernige Zellen aufweisen (CHANG & LING 1970, CHANG & CHU 1969, EVANS 1959, KLIGMAN 1943, KNOX-DAVIES & DICKSON 1960, KOWALSKI pers. Mitteilung, MOTTA 1969, NIEDERPRUEM & JERSILD 1968). Diese Kernvermehrungen können sicherlich primär nicht auf das Ausbleiben von Wandbildungen, Alterungsprozessen oder Zellvergrößerungsvorgängen zurückgeführt werden. Vielmehr liegt die Vermutung nahe, daß eine endogene Teilungsrhythmik der Kerne vorliegt, die im Normalfall mit den Zellteilungen korreliert ist. Vielkernige Zellen könnten also ihre Ursache in einem beschleunigten Kernteilungsrhythmus haben. Für das Vorliegen eines bestimmten Zeitmaßes spricht die vielfach beobachtete Synchronie bei den Kernvermehrungen in den vegetativen Hyphen, so z.B. bei A r m i l l a r i a m e l l e a (MOTTA 1969), S c h i z o p h y l l u m c o m m u n e NIEDERPRUEM & JERSILD 1968) und H e l m i n t h o s p o r i u m t u r c i c u m (KNOX-DAVIES & DICKSON 1960).

Vielkernige Stielzellen - das Coprinus-Mycel ist regelmäßig dikaryotisch - wären nun vielleicht so zu deuten, daß hier die Korrelation zwischen Zell- und Kernteitung erst in der jungen Fruchtkörperanlage aufgehoben ist,

und die Teilungsbereitschaft der Kerne länger als der meristematische Zustand der Zellen erhalten bleibt. Nun zeigen die Kulturbedingungen für C. r a d i a t u s , daß die Fruchtkörperentwicklung und damit der Zeitpunkt der Kernteilungen durch das Licht zu steuern ist, so daß keine reine endogene Kernrhythmik vorzuliegen scheint. Es könnte aber z.B. die Anzahl der Kernteilungen festgelegt sein; als lichtabhängig wären dann nur die Intervalle zwischen den einzelnen Teilungsschritten anzusehen. - Es wird klar, daß erst nach weiteren Untersuchungen eine Näherung zur Lösung der Frage nach den Ursachen der Vielkernigkeit der Fruchtkörperstielzellen von C o p r i n u s r a d i a t u s gelingen wird.

4.2. Vergleichende Betrachtung der Kernteilungsmechanismen bei den Pilzen

4.2.1. Auswertung lichtoptischer Ergebnisse

Seit den ersten Beobachtungen von Kernteilungsvorgängen bei Pilzen wird immer wieder die Frage aufgeworfen, ob diese Teilungen mit der Mitose der höheren Pflanzen vergleichbar sind. Schon 1893 beschreibt WAGER die Kernvermehrung in meiotischen Basidien von A g a r i c u s s t e r c o r a r i u s und A. m u s c a r i u s . Dabei wird über eine Chromosomenverdichtung, die Ausbildung einer Spindel und die Fragmentierung der Kernhülle berichtet. Nach GEITLER (1934), HARRIS & MAZIA (1962) und SAKAI (1969) zeichnet sich die klassische Mitose durch Erfüllung gerader dieser drei Punkte aus. Auch WAGER (1893) kommt zu dem Schluß, daß die Kernteilung in den Basidien der untersuchten Agaricus-Arten mit der Mitose der höheren Pflanzen vergleichbar ist. Acht Jahre vor WAGER hatte TROW (1885) jedoch eine amitotische Kernteilung bei S a p r o l e g n i a beschrieben; dieses Ergebnis wird dann später von SMITH (1923) bestätigt: Auch er findet, daß sich die Kerne im vegetativen Mycel von S a p r o l e g n i a durch einfache Durchschnürung vermehren.

Mit den gleichen Fixierungs- und Färbungsmethoden untersucht OLIVE,E. (1906,1907) Empusa und Basidiobolus: Im ersten Fall wird eine amitotische Kernteilung nachgewiesen, während beim zweiten Objekt die konventionelle Mitose vorliegt. Im Laufe der nächsten Jahre folgten zahlreiche lichtoptische Untersuchungen über den Kernteilungsmechanismus bei Pilzen, und "A great deal of controversy exists concerning the presence of a mitotic and spindle apparatus during division of fungal nuclei." (FINLEY 1970) Diese Kontroverse schien allerdings schon 1953 beendet, als OLIVE,L. in einer zusammenfassenden Arbeit feststellte: "Mitotic divisions occuring in the vegetative phase of the fungi are essentially the same as in higher organism, although the details are frecently obscured by the small size of the nuclei. The spindles appear to be intranuclear in origin." (OLIVE,L. 1953) Zur Belegung dieses Schlusses wurden mehrere hundert lichtoptische Arbeiten angeführt, die mitotische Kernteilungen bei allen Gruppen der Pilze beschrieben.

Mitotische Kernteilungen wurden z.B. von CUTTER (1942) in den Hyphen von 15 Arten der Mucorales gefunden. Intranukleäre Spindeln und Centrosomen sollen auch bei verschiedenen Specei der Gattung Rhizophydium (HOVASSE 1936, HANSON 1945) und mehreren anderen Vertretern der "Phycomyceten" vorkommen (OLIVE 1953). Die erneut als amitotisch beschriebene Kernteilung bei Saprolegnia (DANGEARD 1930) wertet OLIVE nicht und führt dieses Ergebnis auf schlechte Präparationstechniken zurück.

Auch die Kernteilungen im vegetativen Bereich von 13 Aspergillus-Arten weisen Centriol und intranukleäre Spindel auf (WAKAYAMA 1931); über das Auftreten von mitotischen Kernteilungsmechanismen bei weiteren Ascomyceten wird von OLIVE (1953) berichtet. - Für die Basidiomyceten liegen für den Zeitraum vor 1945 offenbar nur Arbeiten über die meiotischen Kernteilungen in den Basidien vor (vergl. OLIVE 1953), aber auch bei diesen Teilungsvor-

ängen wird z.B. von WAKAYAMA(1930,1932) das Auftreten ines Spidelapparates beschrieben. Damit schien klar, daß ür die wichtigsten Pilzgruppen "in most respects the fungus nucleus does not differ in structure or in behavior during division from nuclei of higher plants and animals." (OLIVE 1953)

Die Diskussion über den Kernteilungsmechanismus bei Pilzen wurde jedoch erneut belebt, als nach der zusammenfassenden Arbeit von OLIVE (1953) vornehmlich von BAKERSPIGEL und ROBINOW bei zahlreichen Objekten amitotische Teilungsprozesse beschrieben wurden. Im Unterschied zu den früheren Arbeiten wurden hierbei auch für die höheren Pilze Kernvermehrungen im vegetativen Bereich untersucht, die dann mit den Teilungsvorgängen in den Fruchtkörperstielzellen vergleichbar wären. An Hand zweier Tabellen läßt sich leicht verdeutlichen, daß die Ergebnisse über die lichtoptisch untersuchten Kernteilungen des vegetativen Bereichs in den letzten Jahren wieder ein Aufflackern der Kontroverse über das Vorliegen von mitotischen oder amitotischen Mechanismen bei Pilzen brachten. Dabei wurde von den Autoren (z.B. BAKERSPIGEL 1959a-d, ROBINOW 1963, FINLEY 1970) das Auftreten eines Spindelapparates als Kriterium für einen mitotischen Teilungsvorgang gesetzt, während eine Kernvermehrung unter Durchschnürung der Kernmasse und ohne Mithilfe von Tubuli als amitotisch anzusehen ist.

A Mitotische Teilungen von Kernen des vegetativen Bereichs:

Jahr	Autor	Objekt	Pilzgruppe(KREISEL)
1959	EVANS	Agaricus campestris	Basidiomycetes
1959	TURIAN	Allomyces macrogynus	Chytridiomycetes
1960	KNOX-DAVIES & DICKSON	Helminthosporium turcicum	Ascomycetes
1960	SOMERS u.a.	Neurospora grassa	Ascomycetes
1961	WARD & CIURYSEK	nicht identifiziert	Basidiomycetes
1962	--- & ---	Neurospora grassa	Ascomycetes
1962	KOENIG & HOWARD	Fusarium oxysporium	Ascomycetes
1962	FULLER	Rhizidiomyces	Oomycetes

Jahr	Autor	Objekt	Pilzgruppe(KREISEL)
1963	ROBINOW	Basidiobolus ranarum	Zygomycetes
1964	HARTMANN	Alternaria tenuis	Ascomycetes
1965	DUNCAN & MACDONALD	Marasmius rotula M. androsaceus	Basidiomycetes
1964, 1966	SHATLA & SINCLAIR	Rhizoctonia solani	Basidiomycetes
1966, 1967	KNOX-DAVIES	Macrophomina phaseoli	Ascomycetes imferfecti
1967	AIST & WILSON	Ceratocystis fagacearum	Ascomycetes
1968	WILSON & FLANAGAN	Brachyallomyces	Chytridiomycetes
1969	AIST	Fusarium oxysporium	Ascomycetes
1969	FLANAGAN	Rhizopus nigricans Phycomyces blaskeleanus	Zygomycetes
1969	CHANG & CHU	Volvariella volvacea	Basidiomycetes
1970	FINLEY	Ceratobasidium flavescens	Basidiomycetes

B Amitotische Teilungen von Kernen des vegetativen Bereichs

Jahr	Autor	Objekt	Pilzgruppe(KREISEL)
1955	GIRBARDT	Polystictus versicolor	Basidiomycetes
1957a	ROBINOW	Mucor hiemalis M. fragilis	Zygomycetes
1957b	---	Phycomyces blaskesleanus	Zygomycetes
1957	BAKERSPIGEL	Blastomyces dermatitides	Endomycetes
1958	---	Endogene sphagnophila	Zygomycetes
1958	SCHMID	Geotrichum magnusii	Endomycetes
1959a	BAKERSPIGEL	Neurospora grassa	Ascomycetes
1959b	---	Gelasinospora tetrasperma	Ascomycetes
1959c	---	Schizophyllum commune	Basidiomycetes
1959d	---	Phyllosticta sp.	Ascomycetes imperfecti
1960	---	Saprolegnia	Oomycetes
1960a	---	Scopulariopsis brevicaulis	Ascomycetes imperfecti

Jahr	Autor	Objekt	Pilzgruppe(KREISEL)
1960	TURIAN & CANTINO	Blastocladiella	Chytridiomycetes
1960	DOWDING & WEIGER	Neurospora	Ascomycetes
1961	SAKSENA	Ceratobasidium practicolum	Basidiomycetes
1961	BAKERSPIGEL	Ophiostoma fimbriata	Ascomycetes
1961	ROBINOW	Lipomyces	Endomycetes
1962	---	Allomyces, Mucor	Chytridiomycetes Zygomycetes
1963	---	Empusa, Conidiolobus	Zygomycetes
1962	THYAGARAJAN & NAYLOR	Rhodotorula glutinis	Ascomycetes imperfecti
1967	NAMBOODORI & LOWRY	Neurospora grassa	Ascomycetes

Aus den hier zusammengestellten Ergebnissen geht die ungeklärte Situation über den Kernteilungsmechanismus bei den Pilzen hervor. Kompliziert wird die Sachlage noch dadurch, daß z.B. im vielkernigen Mycel des Basidiomyceten V o l v a r i e l l a zwei verschiedene Formen von Interphasekernen zu finden sind: Dabei teilen sich die "diffused nuclei" mitotisch, während sich die "constricted nuclei" durch einfache Durchschnürung amitotisch vermehren. (CHANG & LING 1970) Ähnliche Beobachtungen machte KOWALSKI (1966) an P r e u s s i a f u n n i c u l a t a . Der Autor äußert die Vermutung, daß sich Pilzkerne eventuell ganz generell in mehr als einer Weise zu teilen vermögen. So könnten dann widersprüchliche Ergebnisse aufgeklärt werden, wie sie sich z.B. auch aus den Tabellen oben für A l l o m y c e s, P h y c o m y c e s, N e u r o s p o r a ergeben. Wahrscheinlicher liegt die Ursache für das uneinheitliche Beschreiben von Kernteilungen bei Pilzen jedoch in der lichtmikroskopischen Untersuchungsmethode begründet. Diese Arbeitsweise reicht offenbar nicht aus, um das Problem der Teilung des Pilzkernes zu lösen. So schreibt auch GIRBARDT noch 1967:" Der Modus der Teilung des vegetativen Pilzkernes muß weiter als offene Frage gelten, ... !"

4.2.2. Die Ergebnisse elektronenoptischer Untersuchungen

In der mykologischen Literatur wird heute verstärkt die Ansicht vertreten, daß nur durch elektronenmikroskopische Arbeiten sich die Frage nach dem Kernteilungsmechanismus der Pilze einer endgültigen Klärung nähern kann (vergl. MOORE 1965, FINLEY 1970). So lassen lichtmikroskopische Bilder kaum Aussagen über das Verhalten der Kernmembran zu, und auch auf das Vorhandensein eines Spindelapparates wird meistens nur indirekt geschlossen (FINLEY 1970); diese Nachteile lichtoptischer Untersuchungen liegen u.a. in der geringen Größe und der schwierigen Färbbarkeit des Pilzkernes begründet.

Daß aber auch elektronenoptisch gewonnene Ergebnisse nicht als absolut zu setzen sind, läßt sich gut bei der Verfolgung der EM-Arbeiten über S a c c h a r o m y c e s erkennen. Die Kernteilung bei diesem Objekt wurde an $KMnO_4$-fixiertem Material elektronenmikroskopisch von HASHIMOTO u.a. (1958,1959) untersucht. Dabei wurden die Permanenz der Kernhülle und das Fehlen von Spindel und Centriol als charakteristische Merkmale dieses Teilungsmechanismus hervorgehoben. Unter Berufung auf dieses Ergebnis und auf ähnliche Beobachtungen bei anderen Objekten (CONTI & NAYLOR 1960, THYAGARAGAN u.a. 1962, MOORE 1964) glaubte MOORE (1965) an das Vorliegen einer amitotischen Kernteilung; er nannte diesen durch das Fehlen eines Spindelapparates und die Permanz der Kernmembranen gekennzeichneten Teilungstyp bei Pilzen "Karyochorisis"(MOORE 1964,1965). Nun haben aber ROBINOW & MARAK (1966) unter Verwendung eines anderen Fixativs bei S a c c h a r o m y c e s einen intranukleären Spindelapparat nachgewiesen. Überzeugend widerlegt wurde die These einer "Karyochorisis" bei S a c c h a r o m y c e s noch zusätzlich dadurch, daß es MOOR (1966) gelang, den Spindelapparat auch mit Hilfe der Gefrierätzmethode darzustellen.

In Anlehnung an ALDRICH (1969) sollen im folgenden die bis jetzt vorliegenden EM-Arbeiten über den Kernteilungsmechanismus bei den klassischen Pilzgruppen - Myxo-, Phyco-, Asco- und Basidiomycetes - hier referiert werden. Es sei aber darauf hingewiesen, daß in den heute üblichen systematischen Einteilungen z.B. die Myxomyceten aber auch die Oomyceten nicht zu den eigentlichen Pilzen gestellt werden und von KREISEL (1969) als "Pilzähnliche Organismen, die aus den Eumycota auszuschließen sind", gekennzeichnet sind.

Für die Myxomyceten wurden elektronenmikroskopische Untersuchungen durchgeführt:

von	an
SCHUSTER (1964,1965)	Didymium nigripes
KOEVENIG & JACKSON (1966)	Physarum polycephalum
KERR (1967)	Didymium nigripes
GUTTES u.a. (1968)	Physarum polycephalum
McMANUS & ROTH (1968) ROTH (1968)	Clastoderma debaryanum
GOODMANN & RITTER (1969)	Physarum polycephalum
ALDRICH (1967,1969)	Physarum flaviconum

In einer vergleichenden Betrachtung hebt ALDRICH (1969) heraus, daß die Plasmodium-Mitose der Myxomyceten offenbar nach einem einheitlichen Muster verläuft: Sie ist durch die Permanenz der Kernhülle, die Ausbildung einer intranukleär angelegten Spindel und die Abwesenheit von Centriolen gekennzeichnet. Die Teilung des Myxamöben-Kerns zeigt dagegen die Fragmentierung der Kernmembranen, eine im Cytoplasma angelegte Spindel und Centriolen, die z.T. eine neunteilige Struktur aufweisen(SCHUSTER 1965, KERR 1967, ALDRICH 1967,1969). McMANUS & ROTH (1968) berichten, daß während des Mitosevorganges von jedem Spindelpol nur $\mp$ 9 Tubuli ausgehen.

Obwohl unter dem Begriff "Phycomyceten" eine heterogene, systematisch uneinheitliche Gruppe von Pilzklassen

zusammengefaßt ist, ergab sich für die "Phycomyten" eine überraschend einheitliche Darstellung des Kernteilungsmechanismus. Bei dem Mitoseablauf wurde in den EM-Bildern stets ein intranukleärer Spindelapparat festgestellt. Außerhalb der durchweg geschlossenen Kernhülle lagen an den Polen jeweils neunteilige Centriole, von denen aus Tubuli durch die Kernmembranen in das Karyoplasma strahlten. Eine solche, eventuell als "intranukleäre Kernteilung" zu bezeichnende Kernteilungsweise wurde bei folgenden "Phycomyceten" beschrieben:

von	an
BERLIN & BOWEN (1964,1965)	Albugo candida (Oomycetes)
FULLER & REICHLE (1965)	Rhizidiomyces apophysatum (Oomycetes)
GROVE (1967)	Pythium ultimum (Oomycetes)
LESSIE & LOVETT (1968)	Blastocladiella emersonii (Chytridiomycetes)
ICHIDA & FULLER (1968)	Catenaria anguillulae (Chytridiomycetes)

Im Gegensatz zu einigen lichtmikroskopischen Ergebnissen wurden hier also bei den "Phycomyceten" keine amitotischen Vorgänge gefunden. Vielmehr erfolgte die Verteilung des Kernmaterials immer durch einen gut ausgebildeten Spindelapparat. Es fällt aber auf, daß bei den hier untersuchten Objekten das Auftreten von echten Centriolen und die Fähigkeit der Geißelausbildung parallel laufen. Allerdings scheinen bis heute keine elektronenoptischen Untersuchungen über den Kernteilungsmechanismus bei den Zygomycetes - auch diese Klasse wurde früher zu den "Phycomyceten gestellt" - vorzuliegen. Da im Entwicklungszyklus dieser Pilze begeißelte Stadien fehlen, wäre es besonders interessant, etwas über die Feinstruktur der eventuell bei der Kernteilung auftretenden Centriolen zu erfahren.

Bei den Ascomyceten wurden Ergebnisse über den Kernteilungsvorgang durch elektronenmikroskopische Untersuchungen an folgenden Objekten gewonnen:

von	an
HASHIMOTO u.a. (1958,1959)[x]	Saccharomyces cerevisiae
CONTI & NAYLOR (1960)[x]	Schizosaccharomyces octoporus
THYAGARAGAN u.a. (1962)[x]	Rhodotorula glutinis
MOORE (1964)[x]	Cordyceps militaris
SCHRANTZ (1966) (meiotische Kernteilungen!)	Pustularia cupularis
MOOR (1966)	Saccharomyces sp.
ROBINOW & MARAK (1966)	Saccharomyces sp.
ROBINOW & CATEN (1969)	Aspergillus nidulans
SCHRANTZ (1970) (meiotische Kernteilungen!)	Galactinia plebeia Xylaria polymorpha Pustularia cupularis
WELLS (1970) (meiotische Kernteilungen!)	Ascobolus stercorarius

[x]= $KMnO_4$-haltige Fixierung

Als gemeinsames Merkmal der Kernteilungen in Ascomyceten ergibt sich zunächst einmal die Permanenz der Kernhülle während des gesamten Teilungvorganges. Bei den $KMnO_4$-freien Fixierungen wird bei den elektronenoptischen Untersuchungen weiterhin ein intranukleärer Spindelapparat sichtbar. Für P u s t u l a r i a, G a l a c t i n i a, X y l a r i a, S a c c h a r o m y c e s und A s c o b o l u s wird ferner ein sogenanntes "centriolar plaques" an den Spindelpolen nachgewiesen. ROBINOW & CATEN (1969) beschreiben bei A s p e r g i l l u s allerdings kein derartiges Centriol-Äquivalent.

Für den Kernteilungsmechanismus der Basidiomyceten liegen erst wenige elektronenoptisch gewonnene Befunde vor; er wurde von folgenden Autoren untersucht:

von	an
LU (1967) (meiotische Kernteilungen!)	Coprinus lagopus
GIRBARDT (1968)	Polystictus versicolor
MOTTA (1969)	Armillaria mellea
LERBS & THIELKE (1969) LERBS (1970) (meiotische Kernteilungen!)	Coprinus radiatus

Einheitlich wird für alle Objekte ein Spindelapparat beschrieben, der von Centriol-Körpern an den Polen ausgeht. Wichtiges gemeinsames Merkmal der Kernteilung bei Basidiomyceten ist weiterhin die Fragmentierung der Kernhülle, die zeitlich etwa in der Metaphase liegt.

Aus den Zusammenstellungen der elektronenmikroskopisch untersuchten Kernteilungsvorgänge bei Pilzen ergibt sich bezeichnender Weise, daß die verschiedenen Teilungsmechanismen der systematischen Gliederung der Objekte entspricht. Eine vereinfachende Übersicht soll diesen Gesichtspunkt noch einmal verdeutlichen:

Die Kernteilung bei Pilzen

Pilzklasse	Centriol	Spindelapparat	Kernhülle
Myxamöbe Myxomycetes	9-Struktur	vorhanden	Fragmentierung
Plasmodium	abwesend	vorhanden	Permanenz
Oomycetes	9-Struktur	vorhanden	Permanenz
	Eumycota		
Chytridiomycetes	9-Struktur	vorhanden	Permanenz
Ascomycetes	Äquivalent	vorhanden	Permanenz
Basidiomycetes	vorhanden	vorhanden	Fragmentierung

Als zweifellos wichtigstes Ergebnis der vergleichenden Betrachtung der elektronenmikroskopischen Arbeiten muß die Erkenntnis gelten, daß es bei den Pilzen entgegen früheren Vermutungen offenbar in dem Sinne keinen amitotischen Teilungsvorgang gibt, als daß bei der Verteilung des Kernmaterials immer ein Spindelapparat beteiligt ist. Es bleiben weitere EM-Untersuchungen über den Kernteilungsmechanismus bei Pilzen abzuwarten; sie sollten sich z.B. auch auf weitere systematische Gruppen wie etwa auf die Zygo- oder Endomyceten erstrecken!

4.2.3. Vergleich der Mitose in den Fruchtkörperstielzellen von C. r a d i a t u s mit anderen Kernteilungen in Basidiomyceten.

Die Ergebnisse der elektronenoptischen Untersuchung und das entworfene Modell des Kernteilungsvorganges in den Zel

len des Fruchtkörperstiels von C o p r i n u s r a d i a t u s (3.6., Schema 3) passen gut in den hier aufgezeigten Teilungsmechanismus bei den Ständerpilzen. Jedoch sind im detaillierten Vergleich mit anderen Kernteilungen bei Basidiomyceten gewisse Unterschiede zu erkennen.

4.2.3.1. Kernteilungen im vegetativen Bereich bei Basidiomyceten

Mitosen in Hyphen von Basidiomyceten - sie sind sicherlich am ehesten mit der Kernteilung in den Stielzellen vergleichbar - wurden elektronenoptisch von MOTTA (1969) und GIRBARDT (1968) untersucht. Beide Autoren - dabei korrigiert MOTTA seine 1967 vertretene Ansicht von einer Permanenz der Kernhülle - berichten von einer späten Fragmentation der Kernmembranen in dem als Metaphase zu bezeichnenden Teilungsstadium. Darin liegt eine deutliche Übereinstimmung mit den hier vorliegenden Ergebnissen über die Mitose in den Stielzellen; jedoch wird für A r m i l l a r i a z.B. nicht das Auftreten eines bipolaren Centriols beschrieben (MOTTA 1969). Dagegen ist diese Struktur von GIRBARDT (1968) - er nennt sie bipolares " kinetochore equivalent"(=KCE) - für P o l y s t i c t u s nachgewiesen. In beiden Objekten werden Mikrotubuli gefunden, die von Pol zu Pol reichen; GIRBARDT diskutiert dabei eine Zug- oder Druckfunktion des "Zentralstranges" (vergl. 3.6.6.). Auch in der Resynthese der Tochterkernmembranen liegen Abweichungen vom hier vorgelegten Schema der Kernteilung der Fruchtkörperstielzellen von C. r a d i a t u s vor: So werden nach MOTTA (1969) die Tochterkerne in A r m i l l a r i a m e l l e a durch die Bildung einer intranukleären Zwischenmembran getrennt.

4.2.3.2. Vergleich mit der Meiose in der Basidie von C. r a d i a t u s

Die meiotische Kernteilung bei C o p r i n u s r a d i a t u s ist gründlich von LERBS (1970) untersucht. Es ergibt sich für die beiden Kernteilungsmechanismen im meiotischen

und im vegetativen Bereich von C. r a d i a t u s eine weitgehende Übereinstimmung. So verläuft die Genese des Centriols in Basidie und Fruchtkörperstielzelle auffallend gleichartig; auch der Aufbau des Spindelapparates, die Fragmentierung der Kernhülle und das Auftreten eines ER-Membransystems (=Vesikelfeld) in der Telophase müssen zu den bemerkenswerten Parallen im Ablauf der Teilungsvorgänge gerechnet werden.

Die Schwierigkeiten in der Darstellung der Chromosomen sowie das Verhalten der Membranen gegenüber der GA-OsO_4-Fixierung sind Übereinstimmungen, die sich auf dem methodischen Sektor zeigen.

Unterschiede zwischen den beiden Teilungsformen bestehen dagegen eventuell in den Größenverhältnissen wie etwa in den Abmessungen des Centriols (vergl. 3.6.2.). Allerdings gibt LERBS (1970) nur Werte für den diploiden Kern an; die Dimensionen der Centriole der Tochterkerne wären besser vergleichbar. Der Zeitpunkt der Fragmentierung der Kernmembranen scheint bei der Kernteilung im meiotischen früher als im vegetativen Bereich einzusetzen. Der Nukleolus ist bei der Mitose in den Stielzellen bis in die Metaphase hinein existent. Auch FLANAGAN (1969) macht die gleiche Beobachtung bei den Kernteilungen in den Hyphen von R h i z o p u s n i g r i c a n s und P h y c o m y c e s, und der Autor sieht darin einen wesentlichen Unterschied zurkonventionellen Mitose. Während der Meiose bei C. r a d i a t u s jedoch sollen die Nukleolen schon zu einem früheren Zeitpunkt nicht mehr darstellbar sein (LERBS pers. Mitteilung). Weiterhin wird in den Basidien kein verstärktes Auftreten von Polysomen während der Telophase beobachtet (LERBS 1970).

4.2.4. Die Mitose bei Pilzen und die klassische Mitose bei höheren Pflanzen

Die Mitose der höheren Pflanzen ist durch die frühe Fragmentierung der Kernhülle in der Prophase und durch das Fehlen von Centriolen gekennzeichnet (BAJER & MOLE-BAJER).

Dabei wird der Spindelapparat zunächst außerhalb des Kernbereichs im Cytoplasma angelegt (SAKAI 1969). Bei den echten Pilzen, den Eumycota, treten dagegen typisch gebaute Centriole (Chytridiomycetes) oder aber Centriol-Äquivalente auf (Asco- und Basidiomycetes). Auch der Aufbau des Spindelapparates verläuft bei den Pilzen offenbar anders als bei den höheren Pflanzen: Die Spindelstruktur wird entweder im Kern (Asco- und Chytridiomycetes) oder direkt an den Centriol-Körpern in unmittelbarer Kernnähe (Basidiomycetes) organisiert. Dabei könnte die Funktion der Centriole in Bezug auf den Aufbau des Spindelapparates bei den Basidiomyceten eher mit der der Centriole bei den tierischen Mitosevorgängen verglichen werden (vergl. WENT 1966, BRINKLEY & STUBBEFIELD 1970). Charakteristisch für die Kernteilung bei den Eumycota scheint zu sein, daß für alle elektronenmikroskopisch untersuchten Objekte ein "intranukleärer Zustand" des Spindelapparates beobachtet wurde. Auch bei den Basidiomyceten ist zunächst einmal die Spindelfigur mehr oder weniger fertig innerhalb einer geschlossenen Kernhülle ausgebildet; die Fragmentierung der Kernmembranen erfolgt hierbei erst nach der "intranukleären Phase" der Spindel.

Das Verhalten der Kernhülle während der Mitose zeigt also bei den Pilzen deutliche Unterschiede zum konventionellen Schema dieses Vorganges: Einer Permanenz bzw. späten Fragmentation in der Metaphase steht die frühe Auflösung der Kernhülle in der Prophase bei den höheren Pflanzen gegenüber. - Weiterhin sind Anzeichen dafür zu finden, daß auch die Dispersion des Nukleolus im mitotischen Pilzkern verhältnismäßig spät erfolgt (vergl. FLANAGAN 1969).

Obligat und vielleicht der hervorstechenste Unterschied zum vergleichbaren Vorgang bei den höheren Pflanzen scheint zu sein, daß die Mitose bei den Pilzen sehr rasch - meist innerhalb weniger Minuten - abläuft. Eventuell ist hier auch ein Zusammenhang zwischen der schnellen Kernteilung und dem Verhalten der Kernhülle bei den Pilzen zu sehen: Je rascher eine Mitose abläuft, desto kürzer könnte

der Zeitraum für die Fragmentierung der Kernhülle sein; WELLS (1970) schließt z.B. ein ganz kurzes Aufbrechen der Kernmembranen bei den Ascomyceten nicht aus.

Bei der Analyse des Kernteilungsvorganges bei Pilzen erscheint es vielleicht berechtigt, auch in dieser Beziehung von einer Sonderstellung dieser Organismengruppe zu sprechen. Nach den elektronenoptisch gewonnenden Befunden besteht diese Eigenständigkeit sicherlich nicht , wie früher vielfach angenommen, in dem Vorkommen von amitotischen Kernteilungen. - Vielleicht sind Amitosen ganz generell Symptome einer beginnenden Degeneration und sich nähernden Nekrose, wie z.B. von WILSON (1924) und SPARK(1934) es diskutiert wurde. - Die Kernteilungen in den gründlich untersuchten Pilzen erweisen sich allesamt in dem Sinne als mitotisch, daß hier stets die Ausbildung eines Spindelapparates beobachtet wurde.

4.3. Kernteilung und systematische Stellung der Pilze

Zieht man in Betracht, daß die Mitose der höheren Pflanzen durch das Fehlen und die tierische Kernteilung durch das Vorhandensein eines Centriols gekennzeichnet sind (vergl. BAJER 1966, BRINKLEY & STUBBEFIELD 1970), so könnte den Pilzen auf Grund ihrer modifizierten Kernteilung eine Mittelstellung zwischen Tier und Pflanze zugesprochen werden. GIRBARDT (1962) z.B. meint, die Pilze als Mittler zwischen Bakterien und höheren Organismen ansprechen zu können; nach McMANUS & ROTH (1968) sind die Myxomyceten vielleicht die phylogenetischen Vorläufer der höheren Tiere und Pflanzen. Es wäre aber auch eine Interpretation in der Art denkbar, daß z.B. von den Myxo- und "Phycomyceten" - sie weisen ein neunteiliges echtes Centriol auf - sich die tierischen und von den Asco- und Basidiomyceten mit ihren strukturell reduzierten Centriolen sich die pflanzlichen Organismen phylogenetisch ableiten lassen. Dagegen vermuten BRUSHABER u.a. (1967) eine entgegengesetzte Richtung der stammesgeschichtlichen Entwicklung: Die Kernteilung bei Pilzen sei

" an evolutionary form of classical mitosis".

Auch PICKETT-HEAPS (1969) führt die Vielfältigkeit der Mitoseformen im Pflanzenreich auf evolutionäre Entwicklungsstufen zurück, dabei fordert er für die Stufe der höheren Pilze ein "microtubuli-organizing-centre" während der Kernteilung. Nach PICKETT-HEAPS (1969) sind die Centriol-Körper der Asco- und Basidiomyceten nicht mit den echten Centriolen vergleichbar; sie nehmen nur die Funktion eines Spindel-Organisators wahr! - Für den vorliegenden Fall der Mitose in den Fruchtkörperstielzellen von C o p r i n u s r a d i a t u s scheinen die Aufgaben der als Centriole beschriebenen Strukturen ebenfalls auf die Organisation des Spindelapparates beschränkt zu sein. Für diese Ansicht spricht, daß diese Centriole nur während des Teilungsvorganges und nie in der Interphase gefunden werden. SCHRANTZ (1970) berichtet, daß im vegetativen Bereich der von ihm untersuchten Ascomyceten die Interphasekerne im Gegensatz zu den Teilungsstadien in der Ascusanlage keine Centriol-Äquivalente aufweisen.

Allerdings wird von anderen Autoren den Centriolen der höheren Pilzen neben der Aufgabe der Spindel-Organisation eine bewegungsaktive Funktion zugeschrieben (WILSON & AIST 1967, GIRBARDT 1968). Auch das nur temporär auftretende Centriol in der Basidie von C. r a d i a t u s soll an Kernbewegungen aktiv beteiligt sein (LERBS 1970). In diesem Zusammenhang wird dieses Centriol im Gegensatz zu der oben wiedergegebenen Ansicht von PICKETT-HEAPS als "ein Organell, dem vermutlich im Laufe der phylogenetischen Entwicklung eine Funktion - die der Geißelbildung - verlorengegangen ist" angesprochen (LERBS & THIELKE 1969).

Es bedarf sicherlich noch einer Fülle von elektronenoptischen Untersuchungen, um die Kernteilungsmechanismen bzw. die Centriol-Strukturen bei Pilzen zur Aufstellung von Verwandschaftsbeziehungen heranziehen zu können. - Es sei an dieser Stelle darauf hingewiesen, daß neuere stammesgeschichtliche Einteilungen des Organismenreiches im

Bereich der eukaryotischen, vielzelligen Organisationsstufe drei parallel laufende Hauptrichtungen der Entwicklung annehmen. Diese drei Grundformen der höheren Organismen, nämlich Tiere, Pilze, Pflanzen, haben sich direkt aus dem eukaryotisch-einzelligen Protistenreich entwickelt, und diese Einzeller sind schließlich aus Prokaryonten hervorgegangen.(vergl. COPELAND 1938,1956, ROTHMALER (1948), KREISEL 1969, WHITTAKER 1969,1970) Nach dem hier skizzierten "Fünfreichsystem" können also keine direkten phylogenetischen Beziehungen zwischen den höheren Pilzen einerseits und den Tieren und Pflanzen andererseits bestehen. Demnach wären auch die Kernteilungsmechanismen in diesen drei Organismenreichen Parallelentwicklungen!

5. ZUSAMMENFASSUNG

1. Während der Fruchtkörperentwicklung von C o p r i n u s r a d i a t u s erhöht sich vor der Stielstreckung die Zahl der Kerne pro Stielzelle durch mehrere synchrone Teilungen auf 256.

2. Die elektronenoptischen Untersuchungen ergaben, daß es sich bei der Kernteilung in den Fruchtkörperstielzellen um einen echten mitotischen Vorgang handelt:

   Der Beginn der PROPHASE wird durch das Erscheinen eines Centriol-Körpers in einer Kernmembraneinbuchtung erkennbar. Aus diesem Centriol geht eine bipolare Struktur hervor, die sich trennt und später die Spindelpole bildet.

   In der METAPHASE ist der Spindelapparat von den außerhalb der noch geschlossenen Kernhülle liegenden Centriol-Polen ausgehend fertig aufgebaut. Dabei setzen offenbar Mikrotubuli an akkumuliertem DNS-Material an. Weiterhin ist zu diesem Zeitpunkt der Nukleolus noch sichtbar.

   Die Fragmentierung der Kernmembranen erfolgt während der ANAPHASE; gleichzeitig wird eine Verlagerung der DNS-Substanz in die Spindelpolräume angenommen.

   Die TELOPHASE wird durch die Rückbildung des Spindelapparates, das Auftreten eines Vesikelfeldes und das Erscheinen von typischen Polysomen charakterisiert.

3. Die beschriebene Mitose in den Stielzellen von C. r a d i a t u s wird mit Kernteilungsmechanismen bei anderen Pilzen verglichen; auf Grund des raschen Verlaufs der Teilungsvorgänge und des charakteristischen Verhaltens der Kernhülle während dieser Prozesse wird die Ansicht vertreten, daß mit einer gewissen Berechtigung von einer Sonderstellung der Kernteilung bei Pilzen gesprochen werden kann.

Literaturverzeichnis

1 ALBERSHEIM, P. & KILLIAS, V. 1963 J.Cell Biol. 17, 93-103
THE USE OF BISMUTH AS AN ELCTRON STAIN FOR NUCLEID-ACIDS.

2 AIST, J.R. 1969 J.Cell Biol. 40, 12o-135
THE MITOTIC APPARATUS IN FUNGI CERATOCYSTIS FAGACEARUM AND FUSARIUM OXYSPORUM.

3 —— & WILSON, C.L. 1967 Am.J.Bot. 54, 99-104
NUCLEAR BEHAVIOR IN THE VEGETATIVE HYPHAE OF CERATOCYSTIS FAGACEARUM (BRETZ) HUNT.

4 ALDRICH, H.C. 1967 Mycologia 59, 127-148
THE ULTRASTRUCTURE OF MEIOSIS IN THREE SPECIES OF PHYSARUM.

5 —— 1969 Am.J.Bot. 56, 290-299
THE ULTRASTRUCTURE OF MITOSIS IN MYXAMOEBAE AND PLASMODIA OF PHYSARUM FLAVICOMUM.

6 BAJER, A. 1966 in: Probleme der biologischen Reduplikation. Konf.Dtsch.Naturf.und Ärzte 1965
MORPHOLOGICAL ASPECTS OF NORMAL AND ABNORMAL MITOSIS.

7 —— & MOLE-BAJER,J. 1969 Chromosoma 27, 448-484
FORMATION OF SPINDLE FIBERS, KINETOCHORE ORIENTATION, AND BEHAVIOR OF THE NUCLEAR ENVELOPE DURING MITOSIS IN ENDOSPERM.

8 BAKERSPIGEL, A. 1967 Can.J.Microbiol. 3, 923-936
THE STRUCTURE AND MODE OF DIVISION OF THE NUCLEI IN THE YEAST CELLS AND MYCELIUM OF BLASTOMYCES DERMATITIDIS.

9 —— 1958 Am.J.Bot. 45, 404-410
THE STRUCTURE AND MODE OF DIVISION OF THE NUCLEI IN THE VEGETATIVE SPORES AND HYPHAE OF ENDOGENE SPHAGNOPHILA ATH.

10 —— 1959a Am.J.Bot. 46, 180-190
THE STRUCTURE AND MANNER OF DIVISION OF THE NUCLEI IN THE VEGETATIVE MYCELIUM OF NEUROSPORA GRASSA.

11 —— 1959b Can.J.Microbiol. 5, 125-130
THE STRUCTURE AND MANNER OF DIVISION OF THE NUCLEI IN THE MYCELIUM OF GELASINOSPORA TETRASPERMA DOWD..

12 BAKERSPIGEL, A. 1959c Can.J.Bot. 37, 835-842
THE STRUCTURE AND MANNER OF DIVISION OF THE NUCLEI IN THE VEGETATIVE MYCELIUM OF BASIDIOMYCETE SCHIZOPHYLLUM COMMUNE.

13 --- 1959d Cytologia 24, 516-522
THE STRUCTURE AND MANNER OF DIVISION OF THE NUCLEI IN THE VEGETATIVE MYCELIUM OF THE FUNGI IMPERFECTI PHYLLOSTICTA SP..

14 --- 1960 Am.J.Bot. 47, 94-100
NUCLEAR STRUCTURE AND DIVISION IN THE VEGETATIVE MYCELIUM OF THE SAPROLEGNIACEAE.

15 --- 1960a Cytologia 25, 344-351
NUCLEAR STRUCTURE AND DIVISION IN THE FUNGI IMPERFECTI II: SCOPULARIOPSIS BREVICAULIS.

16 --- 1961 Cytologia 26, 42-49
VEGETATIVE NUCLEAR DIVISION IN THE ASCOMYCETE OPHIOSTOMA FIMBRIATA.

17 BARTON, R. 1965 Planta 66, 95-105
ELECTRON MICROSCOPE STUDIES ON SURFACE ACTIVITY IN CELLS OF CHARA VULGARIS.

18 BARY,de A. 1884 Leipzig
MORPHOLOGIE UND BIOLOGIE DER PILZE.

19 BENEKE, E.S. 1963 Mycologia 55, 257-70
CALVATIA, CALVACIN AND CANCER.

20 BERLIN, J.D. & BOWEN, C.C. 1964 Am.J.Bot. 51, 650-52
CENTRIOLES IN THE FUNGUS ALBUGO CANDIDA.

21 --- & --- 1965 Am.J.Bot. 52, 613 (Abstr.)
MITOSIS AND ZOOSPORE FORMATION IN ALBUGO.

22 BERLINER, M.D. & DUFF, R.H. 1965 Can.J.Bot.43, 171-172
ULTRASTRUCTURE OF ARMILLARIA MELLEA HYPHAE.

23 BONNER, J.T., KANE, K.K. & LEVEY, R.H. 1956, Mycologia 48, 13-19
STUDIES ON THE MECHANICS OF GROWTH IN THE COMMON MUSHROOM, AGARICUS CAMPESTRIS.

24 BORRISS, H. 1934 Planta 22, 28-60
BEITRÄGE ZUR WACHSTUMS- UND ENTWICKLUNGSPHYSIOLOGIE DER FRUCHTKÖRPER VON COPRINUS LAGOPUS.

25 --- 1934a Planta 22, 652-666
ÜBER DEN EINFLUß ÄUßERER FAKTOREN AUF WACHSTUM UND ENTWICKLUNG DER FRUCHTKÖRPER VON COPRINUS LAGOPUS.

26 BOUCK, G.B. 1962 J.Cell Biol. 12, 553-569
CHROMATOPHORE DEVELOPMENT, PITS, AND OTHER FINE STRUCTURE IN RED ALGA, LOMENTARIA BAILEYANA (HARV.) FARLOW.

27 BRACKER, C.E. 1967 Ann.Rev.Phytopath. 5, 343-374
ULTRASTRUCTURE OF FUNGI.

28 --- & BUTLER, E.E. 1963 Mycologia 55, 35-58
THE ULTRASTRUCTURE AND DEVELOPMENT OF SEPTA IN HYPHAE OF RHIZOCTONIA SOLANI.

29 BREFELD, O. 1872 Botanische Untersuchungen über Schimmelpilze III: Basidiomyceten I, 98-116
COPRINUS LAGOPUS.

30 BRINKLEY, B.R. & STUBBEFIELD,E. 1970 in: Advances in Cell Biology. (Herg.: PRESCOTT, D.M., GOLDSTEIN, L. & CONKEY, E.) Amsterdam, 119-186
ULTRASTRUCTURE AND INTERACTION OF THE KINETOCHORE AND CENTRIOL IN MITOSIS AND MEIOSIS.

31 BRUSHABER, J.A., WILSON,C.L. & AIST, J.R. 1967 Phytopath. 57, 43-46
ASEXUAL NUCLEAR DIVISION OF SOME PLANT-PHATOGENIC FUNGI.

32 BURNETT, J.H. 1968 London
FUNDAMENTALS OF MYCOLOGIE.

33 CHANG, S.T. & CHU, S.S. 1969 Cytologia 34, 293-299
NUCLEAR BEHAVIOR IN THE BASIDIUM OF VOLVARIELLA VOLVACEA.

34 --- & LING, K.Y. 1970 Am.J.Bot. 57, 165-171
NUCLEAR BEHAVIOR IN THE BASIDIOMYCETE VOLVARIELLA VOLVACEA.

35 CONTI, S.F. & NAYLOR, H.B. 1960 J.Bacteriol. 19, 331-4o
ELECTRON MICROSCOPY OF ULTRATHIN SECTIONS OF SCHIZOSACCHAROMYCES OCTOPORUS.

36 COPELAND, H.F. 1938 Quart.Rev.Biol. 13, 383-42o
THE KINGDOMS OF ORGANISM.

37 --- 1956 Pacific Books palo Alto, Calif.
THE CLASSIFICATION OF LOWER ORGANISM.

38 CRAMLEY, J.C.W. 1965 Nature 205, 200-201
A CYTOPLASMATIC ORGANELLE ASSOCIATED WITH THE CELL WALLS OF CHARA AND NITELLA.

39 CUTTER, R. 1942 Bull. Torrey Bot. Club 69, 480-508
NUCLEAR BEHAVIOR IN THE MUCORALES.

40 DANGEARD, P.A. 1930 Le Botaniste 22, 325-493
MEMOIRE SUR LA TERMINOLOGIE DES ELEMENTS CELLULAIRES ET SON APPLICATION A L'ETUDE DES CHAMPIGNONS.

41 DAY, P.R. 1966 Ann.Rev.Phytophath. 4, 245-268
RECENT DEVELOPMENTS IN THE GENETICS OF THE HOST-PARASITE SYSTEM.

42 DOWDING, E.S. & WEIGER, J. 1960 Nature 188, 338-339
MITOSIS IN NEUROSPORA.

43 DUNCAN, E.J. & MACDONALD, J.A. 1965 Trans.Roy.Soc. Edin.Vol. 66, 129-141
NUCLEAR PHENOMENA IN MARISMIUS ANDROSACEUS AND M. ROTULA.

44 ERLANDSON, R.A. 1964 J.Cell.Biol. 22, 704-705
A NEW MARAGLAS, DER 732, EMBEDMENT FOR ELECTRON MICROSCOPY.

45 EHRLICH, M.A. & EHRLICH, H.G. 1966 Can.J.Bot. 44, 1495-1503
ULTRASTRUCTURE OF HYPHAE AND HAUSTORIA OF PHYTOPHTHORA INFESTENS AND HYPHAE OF P. PARASITICA.

46 ESAU, K., CHEADLE, V.I. & GILL, R.H. 1966 Am.J.Bot. 53, 765-771
CYTOLOGY OF DIFFERENTIATING TRACHEARY ELEMENTS.

47 EVANS, H.J. 1959 Chromosoma 10, 115-135
NUCLEAR BEHAVIOR IN THE CULTIVATED MUSHROOM.

48 FALK, H. 1969 Ber.Dtsch.Bot.Ges. 82, 425-29
LOMASOMEN?

49 FAWCETT, D.W. 1966 Philadelphia
AN ATLAS OF FINE STRUCTURE: THE CELL, ITS ORGANELLES AND INCLUSIONS.

50 FAYOD, V. 1889 Ann.Sc.Nat. Ser.7, 9, 181-411
PRODOME D'UNE HISTOIRE NATURELLE DES AGARICINES.

51 FINLEY,D.E. 1970 Mycologia 62, 474-485
SOMATIC MITOSIS IN CERATOBASIDIUM FLAVESCENS AND PELLICULARIA KOLEROGA.

52 FLANAGAN, P.W. 1969 Can.J.Bot. 47, 2055-2059
NUCLEAR DIVISIONS IN THE VEGETATIVE HYPHAE OF RHIZOPUS NIGRICANS AND PHYCOMYCES BLAKESLEANUS.

53 FULLER, M.S.. 1962 Am.J.Bot. 49, 64-71
GROWTH AND DEVELOPMENT OF THE WATER MOLD RHIZIDIOMYCES IN PURE CULTURE.

54 ---- & REICHLE, R.. 1965 Mycologia 57, 946-961
THE ZOOSPORE AND EARLY DEVELOPMENT OF RHIZIDIOMYCES APOPHYSATUS.

55 GAY, J.L. & GRENNWOOD, A.D.. 1966 in: The Fungus Spore, Proc.Symp.. Colston Res.Soc.18, 95-108
STRUCTURAL ASPECTS OF ZOOSPORE PRODUCTION IN SAPROLEGNIA FERAX WITH PARTICULAR REFERENCE TO THE CELL AND VACUOLAR MEMBRANES.

56 GEITLER, L. 1934 Berlin
GRUNDRIß DER CYTOLOGIE..

57 --- 1965 Össterr.Bot.Z. 112, 543-550
ZUR CYTOLOGIE VON CLAVARIA S. STR..

58 GIRBARDT, M.. 1955 Flora 142, 540-563
LEBENDBEOBACHTUNGEN AN POLYSTICTUS VERSICOLOR.

59 --- 1958 Arch.Mikrobiol. 28, 255-269
ÜBER DIE SUBSTRUKTUR VON POLYSTICTUS VERSICOLOR (L.).

60 --- 1961 Arch.Mikrobiol. 39, 351-359
LICHT- UND ELEKTRONENMIKROSKOPISCHE UNTERSUCHUNGEN AN POLYSTICTUS VERSICOLOR II: DIE FEINSTRUKTUR VON GRUNDPLASMA UND MITOCHONDRIEN.

61 --- 1962 Planta 58, 1-21
LICHT- UND ELEKTRONENMIKROSKOPISCHE UNTERSUCHUNGEN AN POLYSTICTUS VERSICOLOR VIII: FÄRBERISCHE ANALYSE DER VEGETATIVEN KERNTEILUNG.

62 --- 1967 Fortschr.Bot. 29, 25-32
SUBMIKROSKOPISCHE CYTOLOGIE DER PILZZELLE.

63 --- 1968 in: Aspects of cell motility. Symp.Soc. Exp.Biol. 22, 249-261
ULTRASTRUCTURE AND DYNAMICS OF THE MOVING NUCLEUS.

64 --- 1969 Fortschr.Bot. 31, 45-52
SUBMIKROSKOPISCHE CYTOLOGIE DER PILZZELLE.

65 GIESY, R.M. & DAY, P.R. 1965 Am.J.Bot. 52, 287-293
THE SEPTAL PORES OF COPRINUS LAGOPUS IN RELATION TO NUCLEAR MIGRATION.

66 GOODMAN, E.M. & RITTER, H. 1969 Arch.Protistenkunde 111, 161-169
PLASMODIAL MITOSIS IN PHYSARIUM POLYCEPHALUM.

67 GROVE, S.N. 1967 zit. nach BRACKER 1967 (Nr.27)

68 GUTTES, S., GUTTES, E. & ELLIS, R. 1968 J.Ultrastruct. Res. 22, 508-529
ELECTRON MICROSCOPE STUDY OF MITOSIS IN PHYSARUM POLYCEPHALUM.

69 HAFNER, L. & THIELKE, Ch. 1970 Ber.Dtsch.Bot.Ges. 83, 27-31
KERNZAHL UND ZELLGRÖßE IM FRUCHTKÖRPERSTIEL VON COPRINUS RADIATUS (BOLT)FR..

70 HANCHEY, P. & WHEELER, H. 1966 Phytopath. 56 (Abstr.) 880
LOMASOME- AND SPHEROSOME-LIKE STRUCTURES IN VICTORIN-TREATED OAT ROOTS.

71 HANSON, A.M. 1945 Am.J.Bot. 32, 479-487
A MORPHOLOGICAL, DEVELOPMENTAL AND CYTOLOGICAL STUDY OF FOUR SAPROPHYTIC CHYTRIDS II: RHIZOPHYDIUM CORONUM HANSON.

72 HARPER, R.A. 1902 Bot.Gaz. 32, 1-25
BINUCLEATE CELLS IN CERTAIN HYMENOMYCETES.

73 HARRIS, R.J.C. & MAZIA, D. 1962 in: The Interpretation of Ultrastructure. (A.P. New York) Vol I, 279-305
THE FINER STRUCTURE OF MITOTIC APPARATUS.

74 HARTMANN, G.C. 1964 Am.J.Bot. 51, 209-212
NUCLEAR DIVISION IN ALTERNARIA TENUIS.

75 HASHIMOTO, T., CONTI, S.F. & NAYLOR, H.B. 1958 J.Bacteriol. 76, 406-416
ELECTRON MICROSCOPY OF RESTING AND GERMINATING ASCOSPORES OF SACCHAROMYCES CEREVISIAE.

76 ---, --- & --- 1959 J.Bacteriol. 77, 344-354
OBSERVATIONS ON BUDDING SACCHAROMYCES CEREVISIAE BY LIGHT AND ELECTRON MICROSCOPY.

77 HAWKER, L.E. 1965 Biol.Rev. 40, 52-92
FINE STRUCTURE OF FUNGI AS REVEALED BY ELECTRON MICROSCOPY.

78 --- & ABBOTT, P.McV. 1963 J.Gen.Microbiol. 30, 401-8
FINE STRUCTURE OF VEGETATIVE HYPHAE OF RHIZOPUS.

79 HENDY, R.J. 1966 Nature 209, 1258-1259

RESEMBLANCE OF LOMASOMES OF PYTHIUM DEBARYANUM TO STRUCTURES RECENTLY DESCRIBED IN CHARA AND NITELLA.

80 HIRMER, M. 1920 Z.f.Bot. 12, 657-674

ZUR KENNTNIS DER VIELKERNIGKEIT DER AUTOBASIDIOMYCETEN.

81 HOVASSE, R. 1936 Ann.Prost. 5, 73-81

RHIZOPHYDIUM BEAUCHAMPI SP.NOV. CHYTRIDINEE PARASITE DE LA VOLVOCINEE EUDORINA ILLINOISENSIS.

82 HRUSHOVETZ, S.B. 1956 Can.J.Bot. 34, 641-651

CYTOLOGICAL STUDIES OF ASCUS DEVELOPMENT IN COCHLIOBOLUS SATIVUS.

83 HYDE, J.M. & WALKINSHAW, C.H. 1966 J.Bacteriol 92, 1218-1227

ULTRASTRUCTURE OF BASIDIOSPORES AND MYCELIUM OF LENZITES SAEPIARIA.

84 ICHIDA,A.A. & FULLER, M.S. 1968 Mycologia 60, 141-155

ULTRASTRUCTURE OF MITOSIS IN THE AQUATIC FUNGUS CATENARIA ANGUILLULAE.

85 ITEN, W. 1970 Ber.Schweiz.Bot.Ges. 79, 165-198

ZUR FUNKTION HYDROLYTISCHER ENZYME BEI DER AUTOLYSE VON COPRINUS.

86 JENKINS, R.A. 1967 J.Cell Biol. 34, 463-481

FINE STRUCTURE OF DIVISION IN CILIATE PROTOZOA: MICRONUCLEAR MITOSIS IN BLEPHARISMA.

87 JOHNSON, U.G. & PORTER, K.R. 1968 J.Cell Biol. 38, 403-425

FINE STRUCTURE OF CELL DIVISION IN CHLAMYDOMONAS REINHARDI: BASAL BODIES AND MICROTUBULES.

88 KEEBLE, S.A. & JAY, R.T. 1962 Nature 193, 695-696

FLUORESCENT STAINING FOR THE DIFFERENTIATION OF INTRACELLULAR RIBONUCLEID ACID AND DESOXYRIBONUCLEID ACID.

89 KERR, S.J. 1967 J.Protozool. 14, 439-445

A COMPARATIVE STUDY OF MITOSIS IN AMOEBA AND PLASMODIA OF THE TRUE SLIME MOLD DIDYMIUM NIGRIPES.

90 KLIMA, J. 1967 (GFV) Stuttgart

CYTOLOGIE

91 KLIGMAN, A.M. 1943 Am.J.Bot. 30, 745-763
SOME CULTURAL AND GENETIC PROBLEMS IN THE CULTIVATION OF THE MUSHROOM AGARICUS CAMPESTRIS.

92 KNIEP, H. 1913 Z.f.Bot. 5, 610-637
BEITRÄGE ZUR KENNTNIS DER HYMENOMYCETEN II: ÜBER DIE HERKUNFT DER KERNPAARE IM FRUCHTKÖRPER VON COPRINUS NYCETHEMERUS FR..

93 KNOX-DAVIES, P.S. 1966 Am.J.Bot. 53, 220-224
NUCLEAR DIVISION IN THE DEVELOPING PYCNOSPORES OF MACROPHOMINA PHASEOLI.

94 --- 1967 Am.J.Bot. 54, 1290-1295
MITOSIS AND ANEUPLOIDY IN THE VEGETATIVE HYPHAE OF MACROPHOMINA PHASEOLI.

95 --- & DICKSON, J.G. 1960 Am.J.Bot. 47, 328-239
CYTOLOGY OF HELMINTHOSPORIUM TURCICUM AND ITS ASCIGEROUS STAGE, TRICHOMETASPHAERIA TURCICA.

96 KOENIG, R. & HOWARD, F.L. 1962 Am.J.Bot. 49, 666(Abstr.)
NUCLEAR DIVISION AND SEPTUM FORMATION IN HYPHAL TIPS OF FUSARIUM OXYSPORUM.

97 KOEVENIG, J.L. & JACKSON, R.C. 1966 Mycologia 58, 662-667
PLASMODIAL MITOSIS AND POLYPLOIDY IN THE MYXOMYCETE PHYSARUM POLYCEPHALUM.

98 KOWALSKI, D.T. 1966 Am.J.Bot. 53, 1036-1041
THE MORPHOLOGY AND CYTOLOGY OF PREUSSIA FUNICULATA.

99 KOWALSKI, J. 1970 (Doktorand am Pflanzenphysiologischen Institut der Freien Universität Berlin)
PERSÖNLICHE MITTEILUNG !

100 KREISEL, H. 1969 (GFV) Jena
GRUNDZÜGE EINES NATÜRLICHEN SYSTEMS DER PILZE.

101 LERBS, V. 1970 Diss.Math.Nat.Fak. FU Berlin
LICHT- UND ELEKTRONENMIKROSKOPISCHE UNTERSUCHUNGEN AN MEIOTISCHEN BASIDIEN VON COPRINUS RADIATUS (BOLT) FR!.

102 --- 1970a pers. Mitteilung!

103 --- & THIELKE, Ch. 1969 Arch.Mikrobiol. 68, 95-98
DIE ENTSTEHUNG DER SPINDEL WÄHREND DER MEIOSE VON COPRINUS RADIATUS.

104 LESSIE, P.E. 1967 Master`s thesis, Purdue Univ., Lafayette, Ind.
FINE STRUCTURE OF ZOOSPORE DIFFERENTIATION IN BLASTOCLADIELLA EMERSONII.

105 --- & LOVETT, J.S. 1968 Am.J.Bot. 55, 220-236
ULTRASTRUCTURAL CHANGES DURING SPORANGIUM FORMATION AND ZOOSPORE DIFFERENTIATION IN BLASTOCLADIELLA EMERSONII.

106 LOHWAG, H. 1941 Handb. d. Pflanzenanatomie VI:
ANATOMIE DER ASCO- UND BASIDIOMYCETEN.

107 LU, B.C. 1967 J.Cell Sci. 2, 529-536
MEIOSIS IN COPRINUS LAGOPUS: A COMPARATIVE STUDY WITH LIGHT AND ELECTRON MICROSCOPY.

108 LUFT, J.H. 1956 J.Biophys.Biochem.Cytol. 2, 799-801
PERMANGANATE - A NEW FIXATIVE FOR ELECTRON MICROSCOPY.

109 MAIRE, R. 1902 Theses presentées à la Faculté des sciences de Paris.
RECHERCHES CYTOLOGIQUES ET TAXONOMIQUES SUR LES BASIDIOMYCETES.

110 MANACHÈRE, M.G. 1968 C.R.Acad.Sci. Paris 267, 1454-57
INFLUENCE D`ILLUMINATION AU COURS DE LA NYCTI-PERIODE UNIQUE NECESSAIRE A LA MATURATION DES CARPOPHORES DE COPRINUS CONGREGATUS BULL.EX FR. DEVELOPPES SOUS UN ECLAIRAGE QUOTIDIEN DE 12 h.

111 --- 1970 Ann.Sci.nat.Bot. Ser.12, 11, 1-96
RESERCHES PHYSIOLOGIQUES SUR LA FRUCTIFICATION DE COPRINUS CONGREGATUS BULL. EX FR.: ACTION DE LA LUMIERE RYTHME DE PRODUCTION DE CARPO-PHORES.

112 MANOCHA, M.S. 1965 Can.J.Bot. 43, 1329-1333
FINE STRUCTURE OF THE AGARICUS CARPOPHORE.

113 McMANUS, M.A. & ROTH, L.E. 1968 Mycologia 60, 426-436
ULTRASTRUCTURE OF THE SOMATIC NUCLEAR DIVISION IN THE PLASMODIUM OF THE MYXOMYCETE CLASTODERMA DEBARYANUM.

114 MAUGINI, E. 1967 Caryologia 20, 41-49
CYTOLOGICAL SITE OF GLYCOGEN IN NOSTOC COMMUNE VAUCHER.

115 MEPHAM, R.H. & LANE, G.R. 1969 Nature 221, 288-289
NUCLEOPORES AND POLYRIBOSOM FORMATION.

116 MOLLENHAUER, H.H., WHALEY, W.G. & LEECH, J.H. 1960 J.Ultrastruct.Res. 4, 473-481
CELL ULTRASTRUCTURE RESPONSES TO MECHANICAL INJURY - A PRELIMINARY REPORT.

117 MOOR, H. 1966 J.Cell Biol. 29, 153-155
ULTRASTRUKTUREN IM ZELLKERN DER BÄCKERHEFE.

118 ---- & MÜHLETHALER, K. 1963 J.Cell Biol. 17, 609-28
FINE STRUCTURE IN FROZEN-ETCHED YEAST CELLS.

119 MOORE, R.T. 1964 Z.Zellforsch. 63, 921-937
KARYOCHORISIS - SOMATIC NUCLEAR DIVISION - IN CORDYCEPS MILITARIS.

120 ---- 1965 in: The Fungi (Eds. AINSWORTH & SUSSMAN) New York (AP) 15-118
THE ULTRASTRUCTURE OF FUNGAL CELLS.

121 --- & McALEAR 1962 Am.J.Bot. 49, 86-94
OBSERVATIONS ON SEPTA OF ASCOMYCETES AND BASIDIOMYCETES.

122 ---- & --- 1963 J.Cell Biol. 16, 131-142
THE OCCURRUNCE OF GOLGI DICTYOSOME IN THE FUNGUS NEOBULGARIA PURA.

123 MOSER, M. 1967 in: Kleine Kryptogamenflora (Ed. GARMS) Stuttgart
BASIDIOMYCETEN II.

124 MOTTA, J.J. 1967 Mycologia 59, 370-375
A NOTE ON THE MITOTIC APPARATUS IN THE RHIZOMORPH MERISTEM OF ARMILLARIA MELLEA.

125 ---- 1969 Mycologia 61, 873-886
SOMATIC NUCLEAR DIVISION IN ARMILLARIA MELLEA.

126 MÜLLER & LÖFFLER 1968 (Thieme Verlg.) Stuttgart
MYCOLOGIE.

127 NAMBOODORI, A.N. & LOWRY, R.D. 1967 AmJ.Bot. 54, 735-48
VEGETATIVE NUCLEAR DIVISION IN NEUROSPORA.

128 NIEDERPRUEM, D.J. & JERSILD, R.A. 1968, Arch.Microbiol. 61, 223-231
NUCLEAR BEHAVIOR IN MULTINUCLEATE SCHIZOPHYLLUM COMMUNE GERMLINGS.

129 NULTSCH, W. 1968 (Thieme Verlg.) Stuttgart
ALLGEMEINE BOTANIK.

130 NICHOLS, S.P. 1904 Transact.Wiscons.Acad. of sc. Madison 15, 30
THE NATURE AND ORIGIN OF THE BINUCLEATED CELLS IN SOME BASIDIOMYCETES.

131 OLIVE, E.W. 1906 Bot.Gaz. 41, 229-261
NUCLEAR AND CELL DIVISION OF EMPUSA.

132 —— 1907 Ann.Mycol. 5, 404-418
CELL AND NUCLEAR DIVISION ON BASIDIOBOLUS.

133 OLIVE, L.S. 1953 Botan.Rev. 19, 439-586
THE STRUCTURE AND BEHAVIOR OF FUNGUS NUCLEI.

134 PALADE, G.E. 1952 J.Exp.Med. 95, 285
A STUDY OF FIXATION FOR ELECTRON MICROSCOPY.

135 PEVELING, E. 1968 Österr.Bot.Z. 115, 84-92
ELEKTRONENOPTISCHE UNTERSUCHUNGEN ZUM PROBLEM DER CHROMOSOMENMATRIX.

136 PEYTON, G.A. & BOWEN, C.C. 1963 Am.J.Bot. 50, 787-797
THE HOSTPARASITE INTERFACE OF PERONOSPORA MANSHURICA ON GLYCINE MAX.

137 PICKETT-HEAPS, J.P. 1969 Cytobios 1, 253-280
THE EVOLUTION OF THE MITOTIC APPARATUS. AN ATTEMPT AT COMPARATIVE CYTOLOGY IN DIVIDING PLANT CELLS.

138 REIMERS, L. 1967 Berlin
ELEKTRONENMIKROSKOPISCHE UNTERSUCHUNGS- UND PRÄPARATIONSMETHODEN.

139 REYNOLDS, E.S. 1963 J.Cell Biol. 17, 208-212
THE USE OF LEAD CITRATE AT HIGH pH AS AN ELECTRON-OPAQUE STAIN IN ELECTRON MICROSCOPY.

140 ROBINOW, C.T. 1949 in: The bacterial Cell (ED. Dubos) Cambridge
NUCLEAR APPARATUS AND CELL STRUCTURE OF ROD SHAPED BACTERIA.

141 —— 1957a Can.J.Microbiol. 3, 771-789
THE STRUCTURE AND BEHAVIOR OF THE NUCLEI IN SPORES AND GROWING HYPHAE OF MUCORALES I: MUCOR HIEMALIS, MUCOR FRAGILIS.

142 —— 1957b Can.J.Microbiol. 3, 791-798
s.o. II: Phycomyces blaskesleeanus.

143 ROBINOW, C.T. 1961 J.Biophys.Biochem.Cytol. 9, 879-92
MITOSIS IN THE YEAST LIPOMYCES LIPOFER.

144 --- 1962 Arch.Mikrobiol. 42, 369-377
SOME OBSERVATIONS ON THE MODE OF DIVISION OF SOMATIC NUCLEI OF MUCOR AND ALLOMYCES.

145 --- 1963 J.Cell Biol. 17, 123-152
OBSERVATIONS ON CELL GROWTH, MITOSIS, AND DIVISION IN THE FUNGUS BASIDIOBOLUS RANARUM.

146 --- & MARAK, J.A. 1966 J.Cell Biol. 29, 129-151
A FIBER APPARATUS IN THE NUCLEUS OF THE YEAST CELL.

147 --- & CATEN, C.E. 1969 J.Cell Sci. 5, 403-431
MITOSIS IN ASPERGILLUS NIDULANS.

148 ROMEIS, B. 1948 München
MIKROSKOPISCHE TECHNIK.

149 ROTH, L.E. 1968 Mycologia 60, 426-36
ULTRASTRUCTURE OF THE SOMATIC NUCLEAR DIVISION IN THE PLASMODIUM OF MYXOMYCETE CLASTODERMA DEBARYANUM.

150 RUTHMANN, A. 1966 Wien
METHODEN DER ZELLFORSCHUNG.

151 SAKAI, A. 1969 Cytologia 34, 57-70
ELECTRON MICROSCOPY OF DIVIDING CELLS II: MICROTUBULES AND FORMATION OF THE SPINDLE IN ROOT TIP CELLS OF HIGHER PLANTS.

152 SAKSENA, H.K. 1961 Can.J.Bot. 39, 749- 756
NUCLEAR STRUCTURE AND DIVISION IN THE MYCELIUM AND BASIDIOSPORES OF CERATOBASIDIUM PRACTICOLUM!

153 SCHMID, R. 1958 Planta 52, 320-333
ÜBER DIE STRUKTUR UND TEILUNG DER KERNE VON GEOTRICHUM CANDIDUM UND GEOTRICHUM MAGNUSII.

154 SCHRAMM, K.-H. 1970 (Doktorand am Pflanzenphysiologischen Institut der FU Berlin)
PERSÖNLICHE MITTEILUNG.

155 SCHRANTZ, J. 1966 C.R.Acad.Sic. Paris 262, 1212-1215
CONTRIBUTION A L'ETUDE DE LA FORMATION DE LA PAROI SPORALES CHEZ PUSTULARIA CUPULARIS L(FUCK).

156 SCHUSTER, F.L. 1964 J.Protozool. 11, 207-216
ELECTRON MICROSCOPE OBSERVATIONS ON SPORE FORMATION IN THE TRUE SLIME MOLD DIDYMIUM NIGRIPES!

157 SCHUSTER, F.L. 1965 Prostistologica 1, 49-62
ULTRASTRUCTURE AND MORPHOGENESIS OF SOLITARY STAGES OF TRUE SLIME MOLDS.

158 SHATLA, M.N. & SINCLAIR, J.B. 1964 Phytopath. 54, 909
NUCLEAR CONDITION AND DIVISION IN VEGETATIVE HYPHAE OF RHIZOCTONIA SOLANI.

159 ——— & ——— 1966 Am.J.Bot. 53, 119-123
RHIZOCTONIA SOLANI: MITOTIC DIVISION IN THE VEGETATIVE HYPHAE.

150 SITTE, P. 1965 (GFV) Stuttgart
BAU UND FEINBAU DER PFLANZENZELLE.

151 ——— 1969 in: Fortschr. Bot. 31 , 18-37
CYTOSOMEN; POLYSOMEN.

152 SMITH, FR.E.N. 1923 Am.J.Bot. 37, 63-73
ON DIRECT NUCLEAR DIVISIONS IN THE VEGETATIVE MYCELIUM OF SAPROLEGNIA.

153 SOMERS,C.E., WAGNER,R.P. & HSU, T.C. 1960 Genetics 45, 801-810
MITOSIS IN VEGETATIVE NUCLEI OF NEUROSPORA GRASSA.

154 SPARK, L.W. 1934 New York
INTRODUCTION IN CYTOLOGIE

155 SPURR, A.R. 1969 J.Ultrastruct.Res. 26, 31-43
A LOW-VISCOSITY EPOXY RESIN EMBEDDING MEDIUM FOR ELECTRON MICROSCOPY.

156 STRASBURGER,E. 1967 (GFV) Stuttgart
LEHRBUCH DER BOTANIK.

157 STRUGGER, S. 1956 Naturwiss. 43, 357-365
DIE URANYLACETAT-KONTRASTIERUNG FÜR DIE ELEKTRONENMIKROXKOPISCHE UNTERSUCHUNG VON PFLANZENZELLEN.

158 THIELKE, CH. 1965 Ber.Dtsch.Bot.Ges.78, 31-32
BEITRAG ZUR CYTOLOGIE WACHSENDER PILZZELLEN.

159 ——— 1968 Ber.Dtsch.Bot.Ges. 81, 183-186
MEMBRANSYSTEME IN MEIOTISCHEN BASIDIEN.

160 ——— 1969 in: Mushroom Science VII / Hamburg 1968 (Ed. Centre for Agricultural Publishing and Documentation, Wageningen/Netherlands) 23-30
DIE SUBSTRUKTUR DER ZELLEN IM FRUCHTKÖPER VON PSALLIOTA BISPORA.

162 THYAGARAJAN, T.R. & NAYLOR, H.B. 1962 J.Bactriol. 83, 127
CYTOLOGY OF RHODOTORULA GLUTINIS.

163 ---, CONTI, S.F. & NAYLOR, H.B. 1962 J.Bacteriol. 83, 381-394
ELECTRONMICROSCOPY OF RHODOTORULA GLUTINIS.

164 TROW, A.H. 1885 Ann.Bot. 9, 602-652
KARYOLOGY OF SAPROLEGNIA.

165 TURIAN, G. 1959 Rev.Cytol.Biol.Veg. 21, 63-69
MITOSE VEGETATIVE ET ACTION POLYPHLOIDISANTE DE L'ACIDE BARIQUE CHEZ ALLOMYCES MACROGYNUS.

166 --- & CANTINO, E.C. 1960 Cytologia 25, 101-107
A STUDY OF MITOSIS IN THE MOLD BLASTOCLADIELLA WITH A RIBONUCLEASE-ACETO-ORCEIN TECHNIQUE.

167 TURNER, E.R. 1968 J.Cell Biol. 37, 370-393
AN ULTRASTRUCTURAL STUDY OF PLANT SPERMATOGENESIS: SPERMATOGENESIS IN NITELLA.

168 VENABLE, J.H. & COGGESHALL, R. 1965 J.Cell Biol. 25, 407-412
A SIMPLIFID LEADCITRATE STAIN FOR USE IN ELECTRON MICROSCOPY.

169 VOELZ, H. & NIEDERPRUEM, D.J. 1964 J.Bacteriol. 88, 1497-1502
FINE STRUCTURE OF BASIDIOSPORES OF SCHIZOPHYLLUM COMMUNE.

170 WAGER, H. 1893 Ann.Bot.7, 489-513
ON NUCLEAR DIVISION IN THE HYMENOMYCETES.

171 WAKAYAMA,K. 1930 Cytologia 1, 369-388
CHROMOSOME NUMBER IN AGARICACEAE.

172 --- 1931 Cytologia 2, 291-301
CHROMOSOME NUMBER IN ASPERGILLUS.

173 --- 1932 Cytologia 3, 260-284
CHROMOSOME NUMBER IN AUTOBASIDIOMYCETES.

174 WANKA, F. 1968 Protoplasma 66, 105-130
ULTRASTRUCTURAL CHANGES DURING NORMAL AND COLCHICINE-INHIBITED CELL DIVISION OF CHLORELLA.

175 WARD,E.W.B. & CIURYSEK,K.W. 1961 Can.J.Bot. 39, 1497-03
SOMATIC MITOSIS IN A BASIDIOMYCETE.

176 WARD, E.W.B. & CIURYSEK, K.W. 1962 Am.J.Bot. 49, 393-9
SOMATIC MITOSIS IN NEUROSPORA GRASSA.

177 WEIR, J.R. 1911 Flora 3, 263-320
UNTERSUCHUNGEN ÜBER DIE GATTUNG COPRINUS.

178 WELLS, K. 1964 Mycologia 56, 327-341
THE BASIDIA OF EXIDIA NUCLEATA: 1. ULTRASTRUCTURE.

179 ——— 1965 Mycologia 57, 236-261
ULTRASTRUCTURAL FEATURES OF DEVELOPING AND MATURE BASIDIA AND BASIDIOSPORES OF SCHIZOPHYLLUM COMMUNE.

180 --- 1970 Mycologia 62, 761-790
LIGHT AND ELECTRON MICROSCOPIC STUDIES OF ASCOBOLUS STERCORARIUS.

181 WENT, H.A. 1966 Protoplasmatologia VI, G1
THE BEHAVIOR OF CENTRIOLES AND THE STRUCTURE AND FORMATION OF THE ACHROMATIC FIGURE.

182 WHITTAKER, R.H. 1969 Science 163, 150-160
NEW CONCEPTS OF KINGDOMS OF ORGANISMS.

183 --- 1970 Umschau 70, 514-515
NEUE EINTEILUNG DER ORGANISMENREICHE.

184 WILSENACH, R. & KESSEL, M. 1965 J.Gen.Microbiol. 40, 401-404
THE ROLE OF LOMASOMES IN WALL FORMATION IN PENICILLIUM VERMICULATUM.

185 --- & --- 1965a J.Gen.Microbiol.40, 397-400
ON THE FUNKTION AND STRUCTURE OF THE SEPTAL PORE OF POLYPORUS RUGULOSUS.

186 WILSON, E.B. 1924 New York
THE CELL IN DEVELOPMENT.

187 WILSON, C.L. & AIST, J.R. 1967 Phytopath. 57, 769-771
MOTILITY OF FUNGAL NUCLEI.

188 --- & FLANAGAN, P.W. 1968 Can.J.Bot. 46, 1362-67
THE LIFE AND CYTOLOGY OF BRACHYALLOMYCES.

189 WOHLFARTH-BOTTERMANN, K.E. 1956 Naturwiss. 44, 287-288
DIE KONTRASTIERUNG TIERISCHER ZELLEN UND GEWEBE IM RAHMEN IHRER ELEKTRONENMIKROSKOPISCHEN UNTERSUCHUNG AN ULTRADÜNNEN SCHNITTEN.

190 ZALOKAR,M. 1965 in: The Fungi I (Eds. Ainswoth & Sussman) 377-426
INTEGRATION OF CELLULAR METABOLISM.

Nachtrag:

191 ROTHMALER, W. 1948 Biol.Zbl. 67, 242-250
ÜBER DAS NATÜRLICHE SYSTEM DER ORGANISMEN.

192 SCHRANTZ, J.-P. 1970 Rev.Cyt.Biol.Veg. 33, 1-100
ETUDE CYTOLOGIQUE, EN MICROSCOPIE OPTIQUE ET ELECTRONIQUE, DE QUELQUES ASCOMYCETES.
I LE NOYOU.

LEGENDE ZU DEN EM-BILDERN

BC = Bipolares Centriol

C = Centriol

ER = Endoplasmatisches Retikulum

ERK = ER-Membran-Körper

EW = Eiweiß-Kristall

Gly = Glykogen

HyZ = Hyphen-ähnliche Zelle

K = Zellkern

KMa = Kernmaterial

KP = Kernpore

Lo = Lomasom

Me = Kernmembran

Mi = Mitochondrium

MT = Mikrotubulus

Nu = Nukleolus

PK = Porenkappe

Pla = Plasmalemma

Po = Polysom

rER = Rauhes ER

SB = Schnallenbildung

Sph = Sphärosom (Lipid-Tropfen)

Va = Vakuole

Ve = Vesikel

VeF = Vesikel-Feld

ZW = Zellwand

Legende zu den Bildern 34 bis 42

34 + 35 GLYKOGEN UND SPHÄROSOMEN

34 GA ca. 4ooo x, 3.Tag-Pilz

35 $KMnO_4$ ca. 10ooo x, 3.Tag-Pilz

36-38 DOLIPOREN GA-OsO_4

36 ca. 32ooo x, 1.Tag-Pilz, verschlossene Dolipore

37 + 38 ca. 21ooo x, 3.Tag-Pilz, Vesikeltransport durch die Dolipore

39-41 HYPHEN-ÄHNLICHE ZELLEN

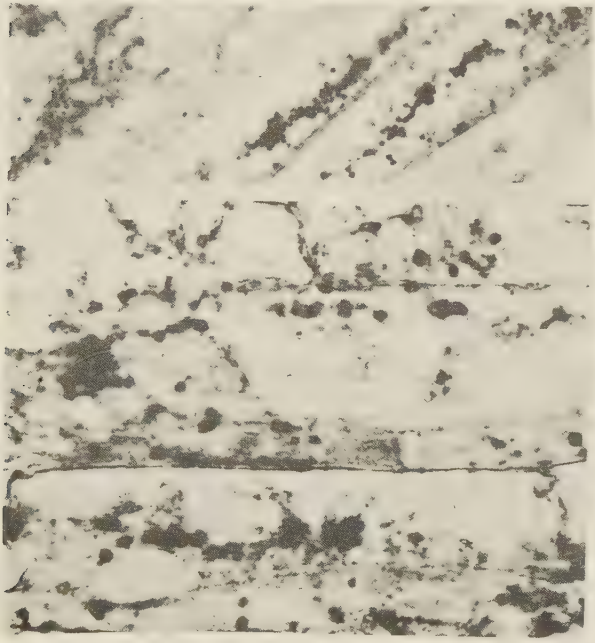
39 $KMnO_4$ ca. 16oo x, 3Tag-Pilz: Innerer Markzellenbereich, z.T. Autolyse, Hyphen-Zellen mit Schnallenbildungen

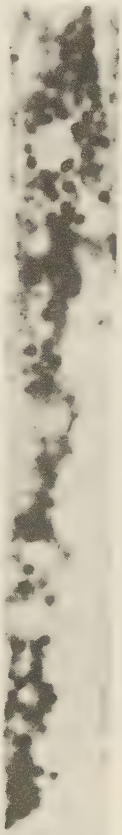
\-OsO_4 ca. 2ooo x, 4.Tag-Pilz(9cm): Hyphen-Zelle längs

MnO_4 ca. 6ooo x, 3.Tag-Pilz: Hyphen-Zelle quer

LOMASOMEN

GA-OsO_4 ca. 14ooo x



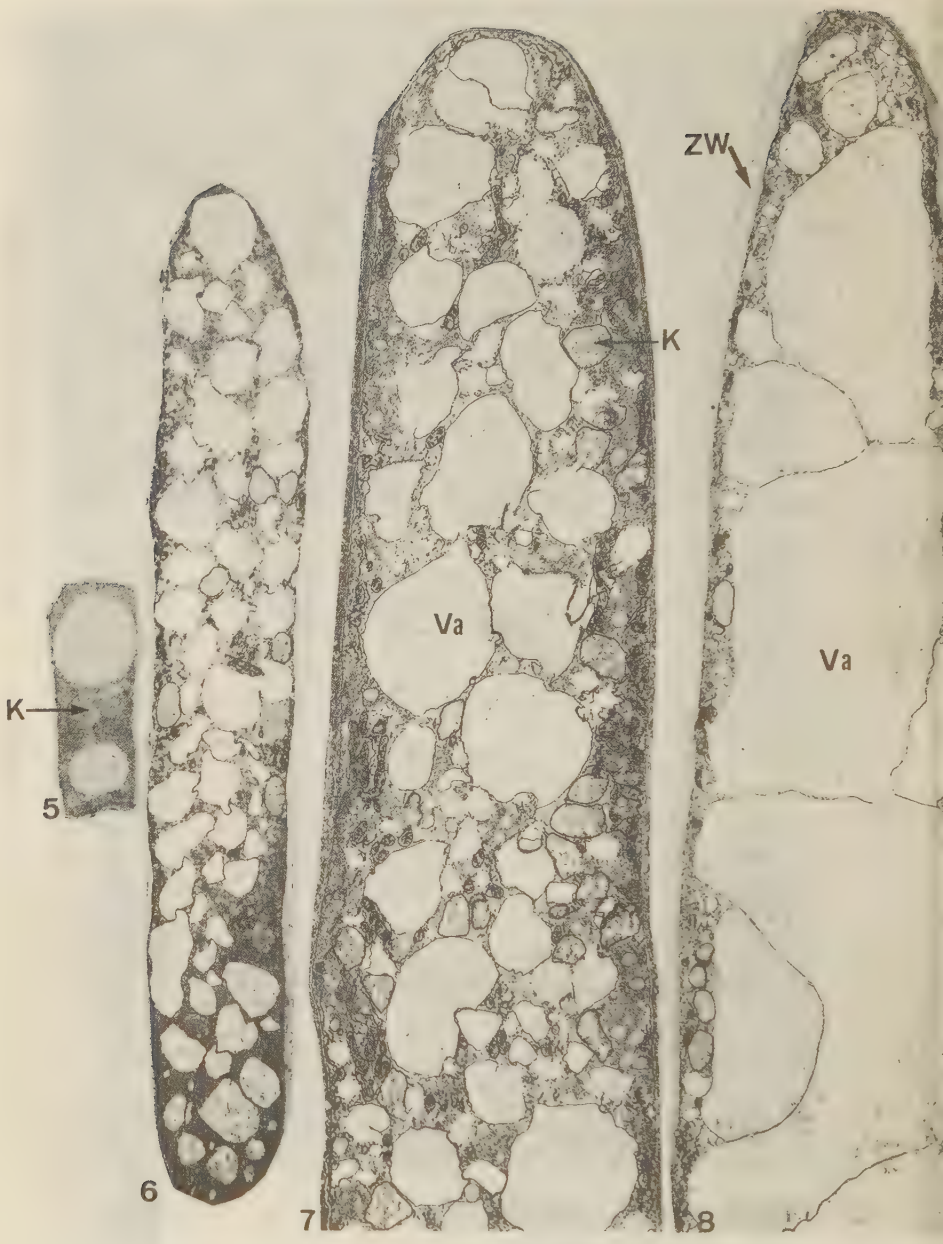


LICHTOPTISCHE KERNFÄRBUNGEN

1-3 Orth/Hämatoxylin
1 ca. 32o x, 2.Tag-Pilz
2 ca. 32o x, 3.Tag-Pilz

3 ca. 11oo x, 3.Tag-Pilz mit etwa 110 Kernen in der angeschnittenen Zelle

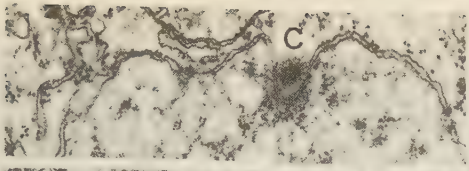
4 Orth/Giemsa ca. 8oo x, 2.Tag-Pilz



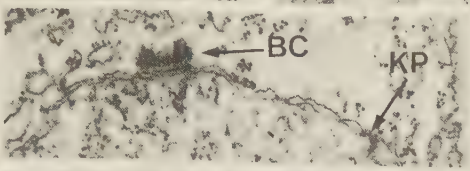
CYTOLOGISCHE ALTERUNGSPROZESSE

5–8 $KMnO_4$ ca. 2500 x

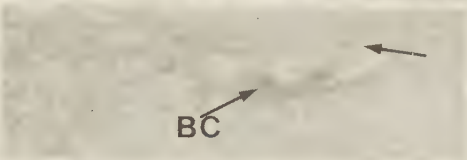
5 1.Tag-Pilz, zwei Kerne sichtbar
6 2.Tag-Pilz, acht Kerne sichtbar
7 3.Tag-Pilz, etwa 20 Kerne angeschnitte
8 4.Tag-Pilz(7cm), aufgequollene Zellwan
große Vakuolen



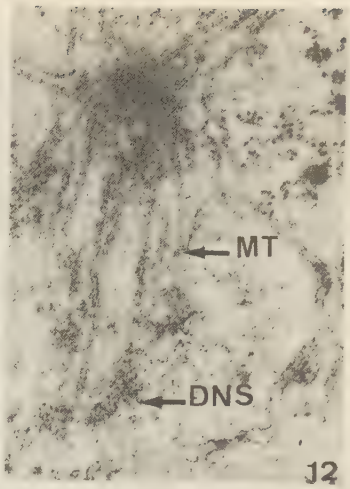
9



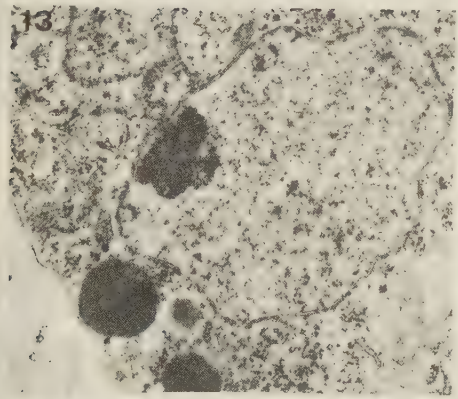
10



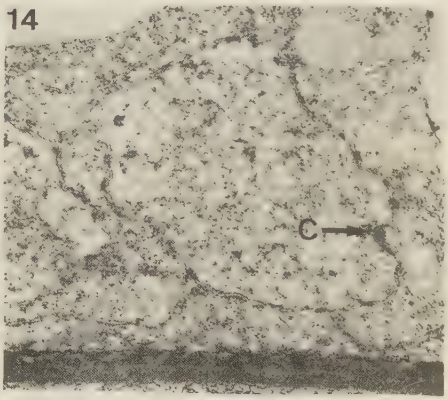
11



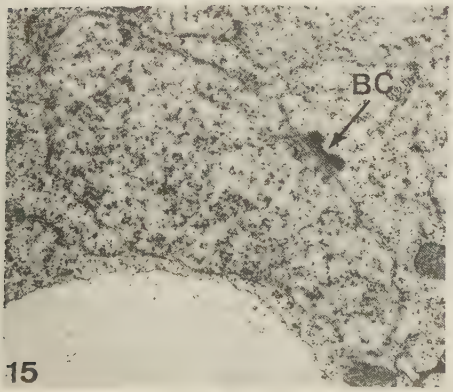
12



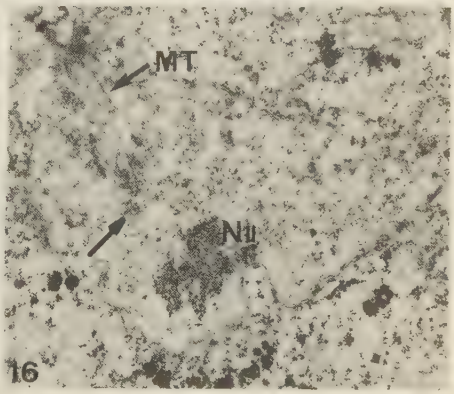
13



14



15

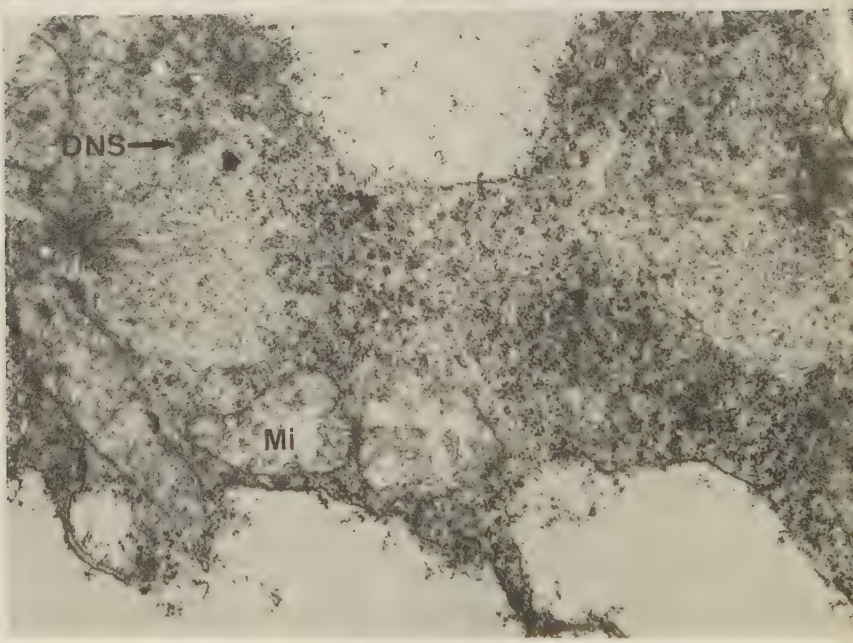


16

CENTRIOL-GENESE UND DIE KERNPOREN

9-12,16 GA-OsO_4; 13-15 GA; 9-11 ca. 24000 x, 13-16 ca. 14000 x
9 Prophase-Centriol, 10 Bipolares Centriol, 11 ←Dreischichtigkeit der Plasmamembran, 12 ca. 60000 x, Metaphase-Centriol, 13 Interphase, 14 + 15 Prophase (14 verschlossene Kernporen !) 16 Metaphase ←Tubulianschnitte

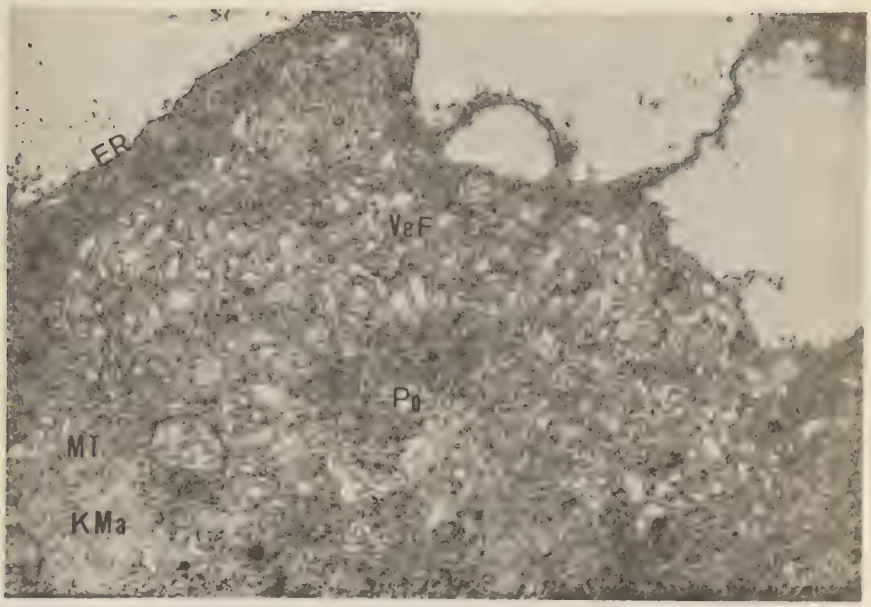
17



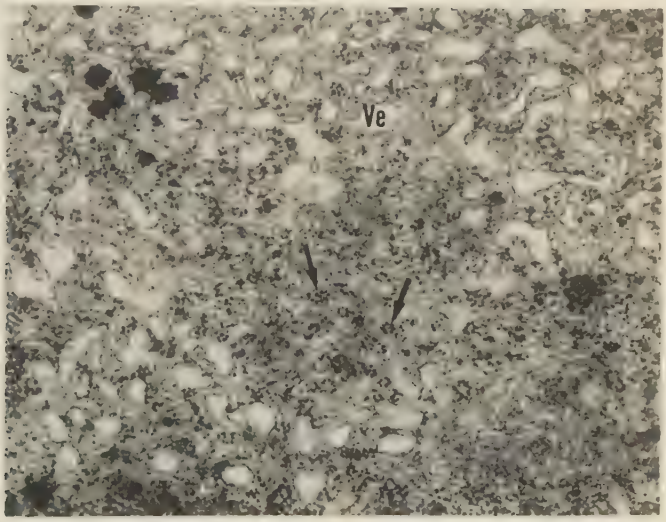
18

ANAPHASE

17 + 18 GA-OsO_4 ca. 24000 x, Schnittfolge!
ME = Kernmembran von Spindelpol zu Spindelpol .



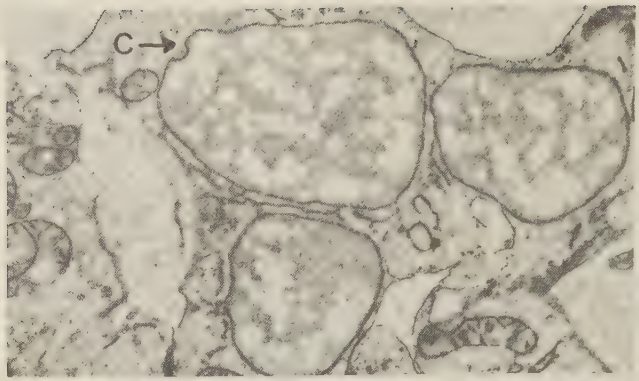
19



20

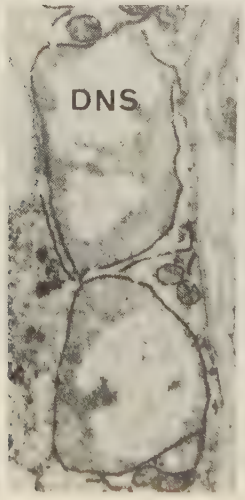
TELOPHASE

19+20 GA-OsO_4 19 ca. 16000 x, 20 ca. 20000 x
ER = membranöses ER, ⟵ Typische, spiralige oder konzentrische Polysomenfiguren

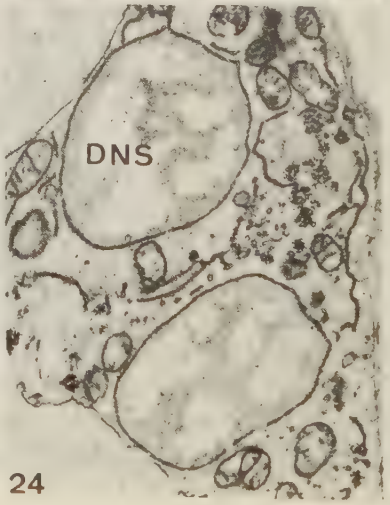


21

22



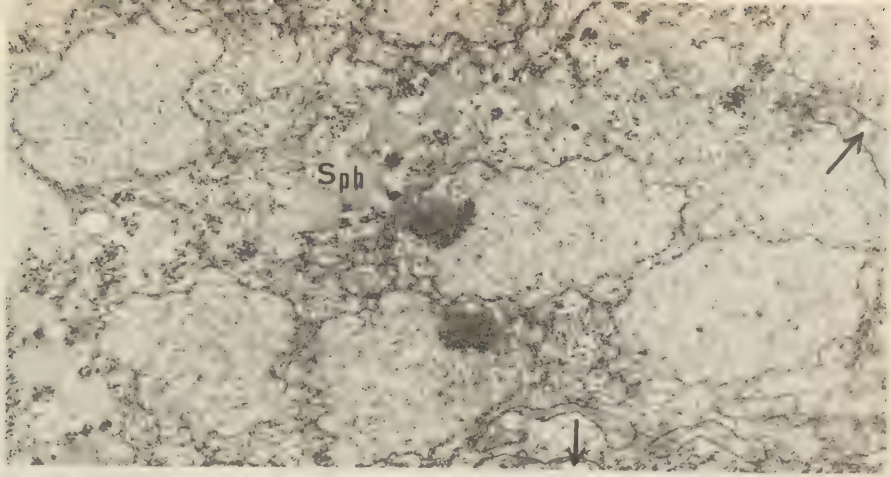
23



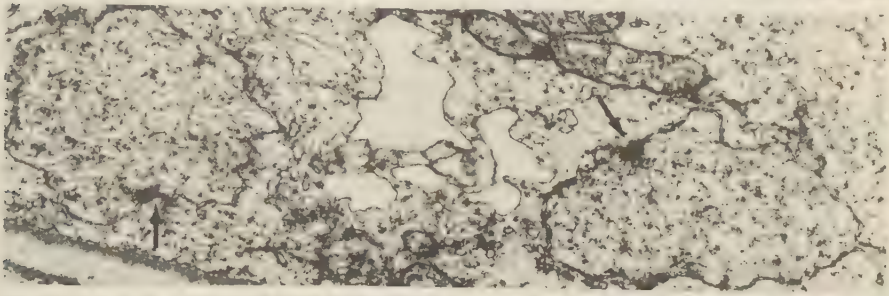
24

KERNPHASEN UND DNS-VERTEILUNG

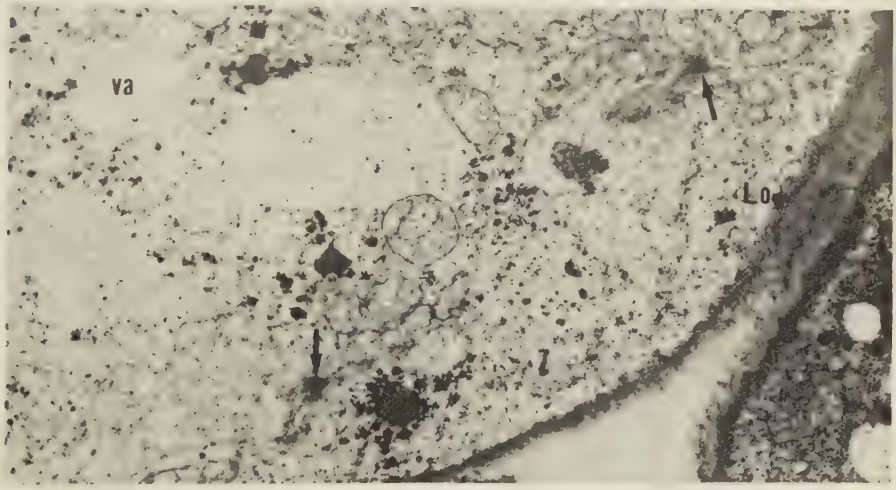
21-24 $KMnO_4$ ca. 10ooo x
21 Prophase, 22-24 späte Telophase
22 ER-Membrankörper, Mitochondrien-DNS ?



25



6

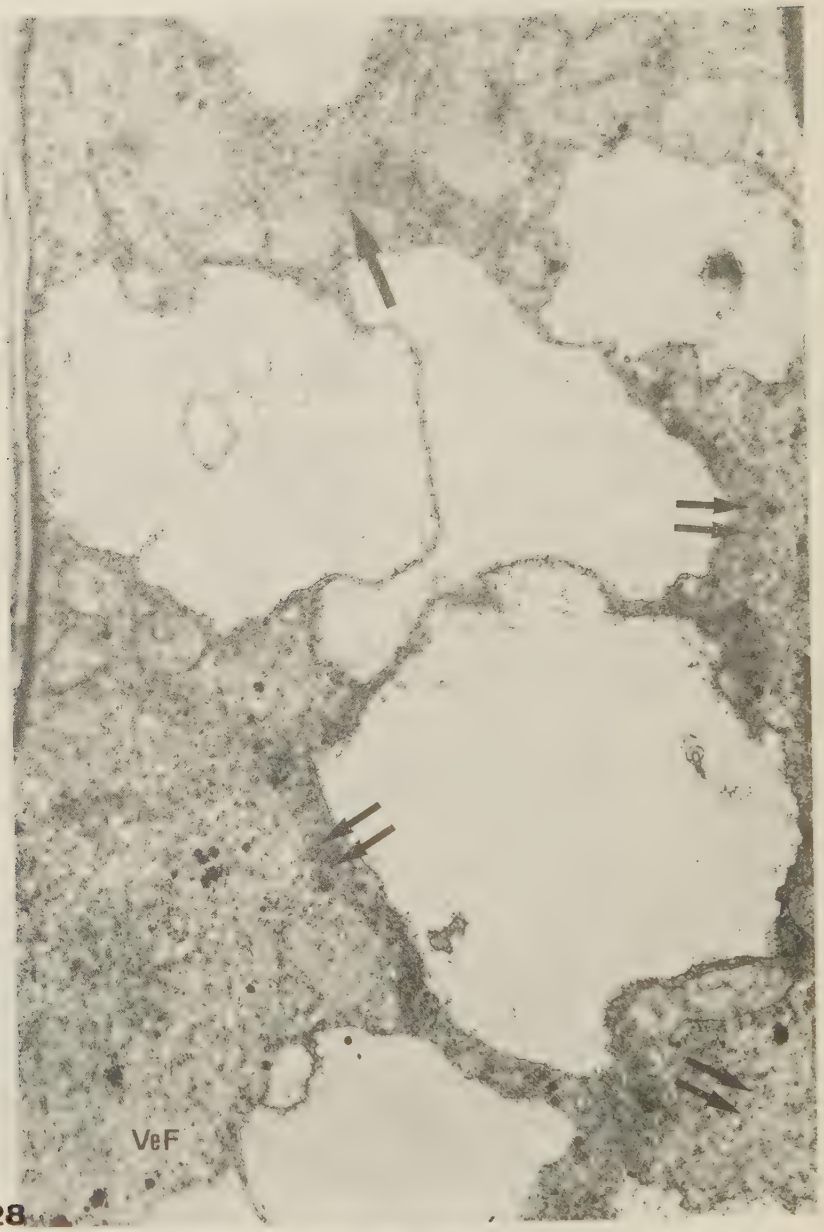


7

SYNCHRONIE DER KERNTEILUNGEN

25-27 GA-OsO_4 ca. 13000 x
25 Mehrere Interphasekerne, ⟵ kontrastlose Bereiche in den Mitochondrien

26 Zwei Prophasekerne, 27 Zwei Metaphasekerne in einer Zelle



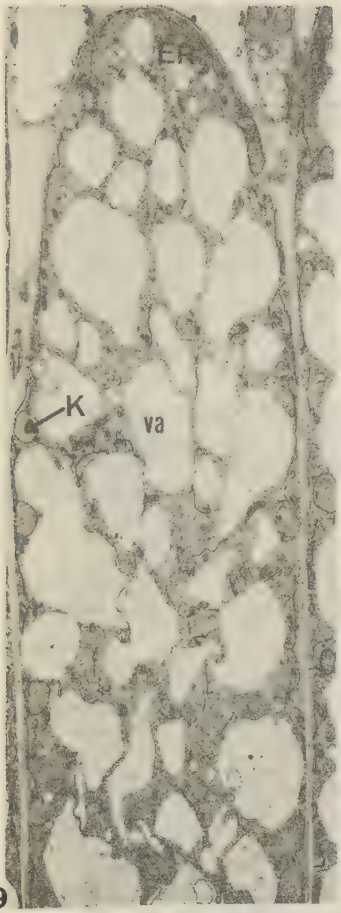
28

ZWEI KERNPHASEN IN EINER ZELLE

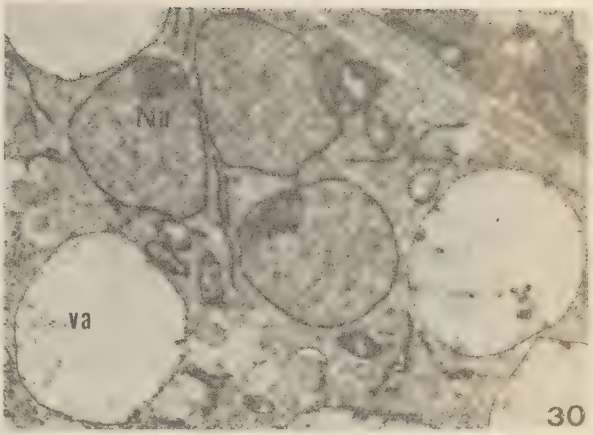
28 GA-OsO_4 ca. 10000 x

⟵ Cytoplasmabereich mit Anaphase

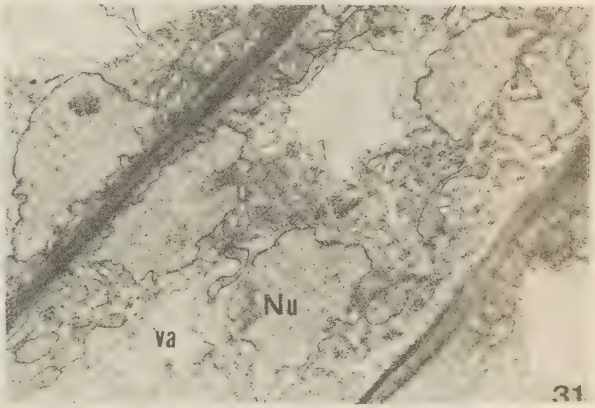
⟸ Cytoplasmabereich mit Telophase (Vesikelfelder)



29



30



31

ANDERE FIXIERUNGEN

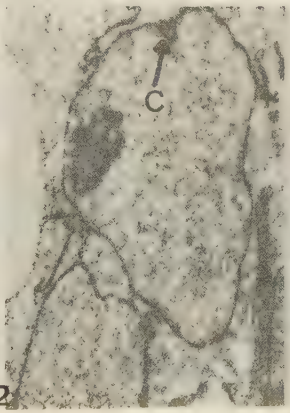
29 + 30 + 32 GA/$KMnO_4$

31 + 33 $K_2Cr_2O_7$

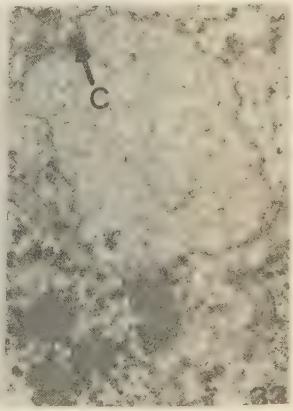
29 3.Tag-Pilz ca.2000 x

30+31 Interphase, ca. 8000 x

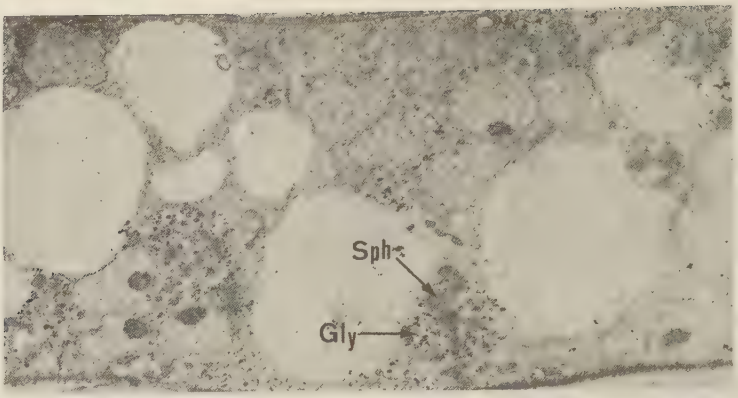
32+33 Prophasekerne ca. 10000



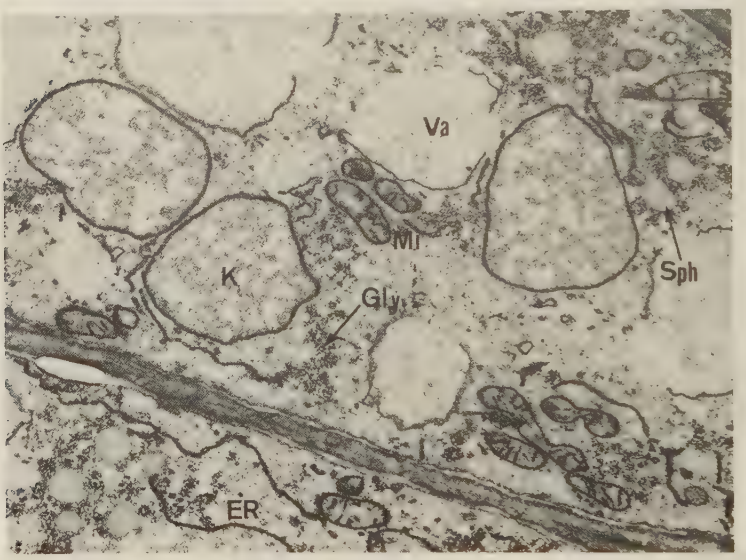
32



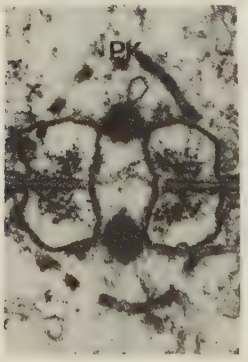
33



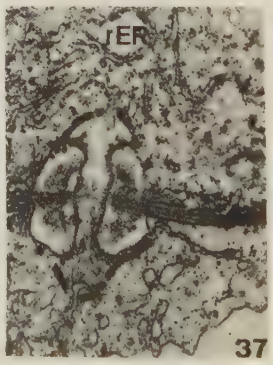
34



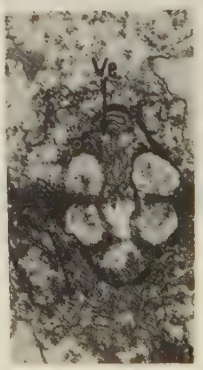
35

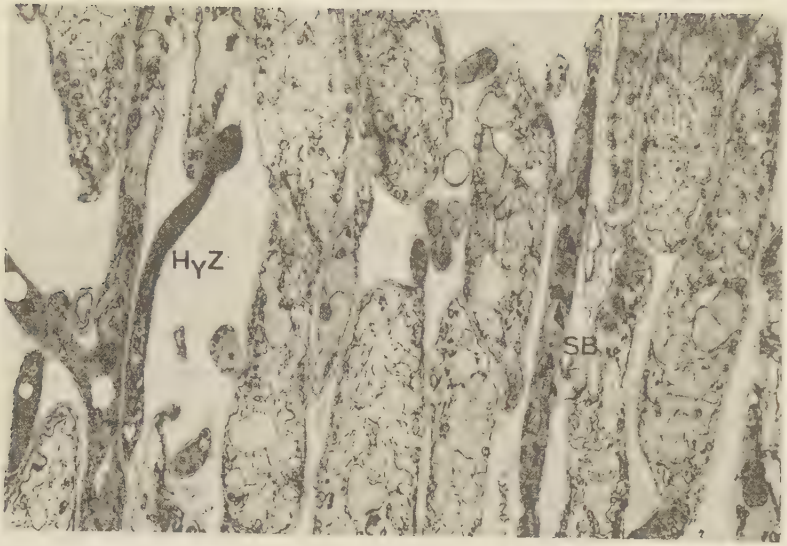


36



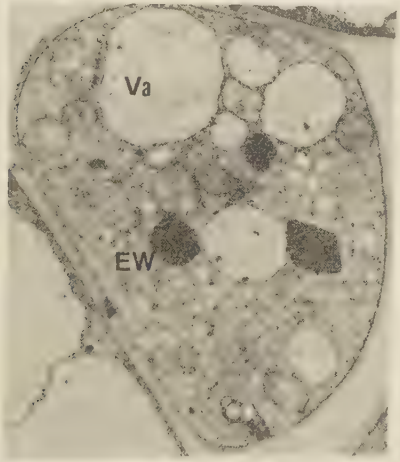
37



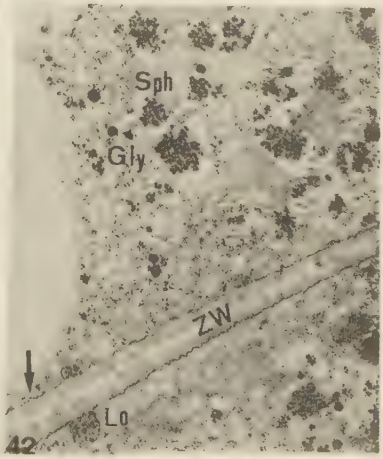


39

40



41



42

L e b e n s l a u f.

Am 7.Nov.1942 wurde ich als Sohn des Justizinspektors Erwin Hafner und seiner Ehefrau Hildegard in Berlin - Neukölln geboren. Ich habe zwei ältere Schwestern und einen Zwillingsbruder; seit dem 3.Aug.1968 bin ich verheiratet.

Nach insgesamt 13-jährigem Schulbesuch bestand ich 1962 die Reifeprüfung. Im Sommersemester 1963 begann ich an der Freien Universität Berlin mit dem Studium der Fächer Biologie, Chemie und Geographie. Am 24.Jan.1968 legte ich die Erste und am 9.Febr.1970 die Zweite Staatsprüfung für das Amt des Studienrats ab.

Während der Referendarzeit begann ich im Frühjahr 1968 mit einer Dissertationsarbeit bei Frau Prof. Dr. Ch. Thielke am Pflanzenphysiologischen Institut der Freien Universität Berlin.

Nach der Promotion beabsichtige ich, einer Beschäftigung nachzugehen, die sowohl meiner pädagogischen als auch der wissenschaftlichen Ausbildung entspricht.

Jutz Hafner

Druck: Dissertationsdruckstelle, 1 Berlin 33, Garystr. 45